

THÈSE DE  
PARIS.  
1888  
N<sup>o</sup>. 136.

N<sup>o</sup> 113

N<sup>o</sup> 638

638

# THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. L. VIALLETON

Docteur en médecine.

**1<sup>re</sup> THÈSE.** — RECHERCHES SUR LES PREMIÈRES PHASES DU DÉVELOPPEMENT DE LA SEICHE (*Sepia officinalis*).

**2<sup>e</sup> THÈSE.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 17 juillet 1888 devant la commission d'examen.

MM. HÉBERT. . . . . *Président.*

Y. DELAGE. . . . . } *Examineurs.*  
BONNIER. . . . . }

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1888



SÉRIE A, N° 113

N° D'ORDRE

638

# THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

M. L. VIALLETON

Docteur en médecine.

**1<sup>re</sup> THÈSE.** — RECHERCHES SUR LES PREMIÈRES PHASES DU DÉVELOPPEMENT DE LA SEICHE (*Sepia officinalis*).

**2<sup>e</sup> THÈSE.** — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *17<sup>juil</sup>* 1888 devant la commission d'examen.

MM. HÉBERT. . . . . *Président.*

Y. DELAGE. . . . . }  
BONNIER. . . . . } *Examineurs.*

PARIS

G. MASSON, ÉDITEUR

LIBRAIRE DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

Boulevard Saint-Germain, en face de l'École de médecine

1888

# ACADÉMIE DE PARIS

## FACULTÉ DES SCIENCES DE PARIS

MM.

|                                  |                             |                                                           |
|----------------------------------|-----------------------------|-----------------------------------------------------------|
| <b>Doyen.</b> . . . . .          | HÉBERT, Professeur. . . . . | Géologie.                                                 |
| <b>Professeurs honoraires.</b> } | PASTEUR.                    |                                                           |
|                                  | DUCHARTRE.                  |                                                           |
|                                  | DE LACAZE-DUTHIERS. . . . . | Zoologie, Anatomie,<br>Physiol. comparée.                 |
|                                  | HERMITE. . . . .            | Algèbre supérieure.                                       |
|                                  | TROOST. . . . .             | Chimie.                                                   |
|                                  | FRIEDEL. . . . .            | Chimie organique.                                         |
|                                  | OSSIAN BONNET. . . . .      | Astronomie.                                               |
|                                  | DARBOUX. . . . .            | Géométrie supérieure                                      |
|                                  | DEBRAY. . . . .             | Chimie.                                                   |
|                                  | TISSERAND. . . . .          | Astronomie.                                               |
|                                  | LIPPMANN. . . . .           | Physique.                                                 |
|                                  | HAUTEFEUILLE. . . . .       | Minéralogie.                                              |
|                                  | BOUTY. . . . .              | Physique.                                                 |
| <b>Professeurs.</b> . . . . .    | APPELL. . . . .             | Mécaniq. rationnelle.                                     |
|                                  | DUCLAUX. . . . .            | Chimie biologique.                                        |
|                                  | BOUSSINESQ. . . . .         | Mécanique physique<br>et expérimentale.                   |
|                                  | PICARD. . . . .             | Calcul différentiel et<br>calcul intégral.                |
|                                  | POINCARÉ. . . . .           | Calcul des probabilités<br>et Physique mathé-<br>matique. |
|                                  | Y. DELAGE. . . . .          | Zoologie, Anatomie,<br>Physiologie compa-<br>rée.         |
|                                  | BONNIER. . . . .            | Botanique.                                                |
|                                  | DASTRE. . . . .             | Physiologie.                                              |
| <b>Professeurs adjoints.</b> }   | WOLF. . . . .               | Physique céleste.                                         |
|                                  | CHATIN. . . . .             | Zoologie, Anatomie,<br>Physiol. comparée.                 |
|                                  | JOLY. . . . .               | Chimie.                                                   |
| <b>Secrétaire.</b> . . . . .     | PHILIPPON.                  |                                                           |

A

M. LE PROFESSEUR A. MILNE EDWARDS

DE L'INSTITUT

M. LE PROFESSEUR N. KLEINENBERG

DE L'UNIVERSITÉ DE MESSINE

Témoignage de reconnaissance.



RECHERCHES  
SUR LES  
**PREMIÈRES PHASES DU DÉVELOPPEMENT DE LA SEICHE**

(*SEPIA OFFICINALIS*)

Par **M. L. VIALLETON.**

---

INTRODUCTION

Le développement des Céphalopodes a été, dans ces quinze dernières années, l'objet des recherches de nombreux embryologistes. Ray Lankester et Ussow se sont occupés principalement de l'évolution de l'œuf ovarien, de sa structure, de la segmentation, de la formation des feuillettes, et, d'une manière moins étendue, de la formation des organes. Grenacher a donné des détails très complets sur la forme du corps et le développement des organes d'un Céphalopode à sac vitellin réduit; enfin, Bobretzky a décrit le développement du Calmar d'une manière qui, d'après mes recherches, me semble à peu près irréprochable pour ce qui a trait aux phases avancées postérieures à la formation des feuillettes germinatifs. Cependant, malgré tous ces travaux, le développement des Céphalopodes présente encore beaucoup de points obscurs. Ray Lankester et Ussow ne sont pas toujours d'accord sur la structure de l'œuf ovarien, ni sur le sort de la vésicule germinative. La segmentation, étudiée d'une manière véritablement approfondie par Ussow seul, n'a pas été complètement élucidée par lui; sa marche a été mal suivie, et ses relations avec la segmentation des autres Mollusques ont été l'objet d'une attention insuffisante, qui a conduit Ussow à une comparaison inadmissible. Pour la formation des feuillettes, les lacunes sont encore

plus grandes, et les opinions les plus diverses ont été soutenues.

Pour Bobretzky, le mésoderme est formé par une invagination du bord de l'ectoderme ; pour Ussow, il provient du feuillet externe par délamination. D'autre part, ces deux auteurs considèrent la membrane périvitelline comme une différenciation du mésoderme ; Ray Lankester, au contraire, fait dériver cette dernière membrane de noyaux spéciaux, qui apparaissent dans le vitellus et se rangent plus tard à sa surface. Le savant anglais introduit ainsi dans le développement des Céphalopodes une théorie célèbre, qui a été formulée pour les Vertébrés, et qui distingue dans le germe deux parties : l'une formée par les éléments dérivés de la segmentation proprement dite, l'*archiblaste*, l'autre constituée par des éléments qui apparaissent dans le vitellus nutritif d'une manière plus ou moins bien déterminée, le *parablaste*.

La simple énumération de ces divergences d'opinion, et de ces théories, montre que les premières phases du développement donnent lieu à un certain nombre de problèmes intéressants ; et quelques-uns de ces problèmes, comme la formation de la membrane périvitelline, prennent, par l'existence même de dispositions plus ou moins semblables chez d'autres animaux, une importance générale. La théorie de l'*archiblaste* et du *parablaste* a déjà été l'objet de nombreuses critiques ; il ne sera certainement pas inutile de rechercher dans un cas de segmentation partielle aussi typique que l'est celle des Céphalopodes, si cette théorie répond oui ou non à la réalité ; la notion de la segmentation partielle deviendra en même temps plus claire et plus précise.

Je me suis efforcé de donner une solution à toutes ces questions dans le travail que je présente aujourd'hui.

Les matériaux de ce travail ont été recueillis, et les observations sur lesquelles il repose ont été faites pendant les deux années que j'ai passées dans le laboratoire du professeur Kleinenberg, à Messine. A mon arrivée dans son laboratoire, au commencement de l'année 1886, le professeur Kleinen-

berg me conseilla de suivre d'une manière très rigoureuse les premières phases du développement de la Seiche. La facilité avec laquelle on se procure les œufs de cet animal le désignait avant tous les autres, et je n'ai eu qu'à me louer de l'avoir choisi, car aucun autre Céphalopode n'aurait pu me fournir le nombre d'œufs suffisant pour achever ce travail. Comme il faut, pour l'étude, isoler le germe du vitellus nutritif, on perd un grand nombre d'œufs pendant cette opération délicate, et l'on peut s'estimer heureux quand on conserve un blastoderme sur trois ou même plus. Par le nombre de préparations que je possède, et dont on se rendra compte à la lecture, on pourra imaginer facilement le nombre d'œufs que j'ai dû employer.

Mes études sur les Céphalopodes ont été commencées sous la savante direction de M. le professeur Milne Edwards ; c'est lui qui, plus tard, m'a engagé à aller à Messine, et il a fait pour favoriser mes études tout ce qui était en son pouvoir. Je le prie de vouloir bien agréer l'expression de ma plus vive gratitude.

Pendant tout le temps où M. le professeur Kleinenberg m'a donné une si aimable hospitalité dans son laboratoire, il m'a guidé et conseillé, et a mis à ma disposition son grand savoir embryologique, sans lequel j'aurais dû renoncer à des recherches bien au-dessus de mes propres forces. Qu'il me permette de lui témoigner publiquement ma reconnaissance.

## CHAPITRE PREMIER

### **Remarques sur la structure de l'œuf avant la ponte.**

Les recherches de Ray Lankester (1) et d'Ussow (2) ont fixé dans ses traits généraux l'histoire du développement de

(1) E. Ray Lankester, *Observations on the develop. of the Cephalopoda* (*Quarterly Journal of micr. Science*, t. XV, 1875). — *The growth of the ovarian Egg of Loligo and Sepia* (*Phil. transactions*, 1875).

(2) M. Ussow a publié divers mémoires allemands ou russes sur le déve-

l'œuf; il reste cependant des points importants sur lesquels ces auteurs ne sont pas d'accord, par exemple le sort de la vésicule germinative; et d'autre part, leurs recherches ont été faites à un moment où l'attention n'avait pas été encore appelée comme elle l'est aujourd'hui sur les phénomènes de maturation de l'œuf. Pour toutes ces raisons, je reviendrai rapidement sur la structure de l'œuf ovarien, en corrigeant quelques-unes des données généralement admises, qui m'ont paru inexactes, et en insistant surtout sur les transformations de la vésicule germinative et sur la constitution de l'œuf au moment de la ponte.

Avant tout, j'exposerai les méthodes dont je me suis servi.

Pour les œufs ovariens, leur grosseur et la présence autour d'eux d'un follicule épais et plissé rendent impossible l'étude par transparence. Il faut donc recourir aux coupes en séries faites après l'action des réactifs fixateurs.

Les mêmes causes qui empêchent l'observation directe, c'est-à-dire le volume des œufs et la présence du follicule, nuisent aussi à la fixation, qu'il est difficile d'obtenir parfaite; cependant je suis arrivé à de bons résultats avec l'acide osmique et avec la liqueur picro-sulfurique de Kleinenberg. La liqueur picro-sulfurique que l'on emploie actuellement au laboratoire du professeur Kleinenberg, et dont je me suis servi, se prépare de la façon suivante : on verse dans une solution saturée d'acide picrique 20 pour 100 d'acide sulfurique concentré, on filtre et l'on ajoute pour une partie du mélange filtré trois parties d'eau, puis on dissout 2 pour 100 de sel marin dans cette dernière liqueur. Après un séjour de deux heures environ dans la liqueur picro-sulfurique, les objets sont portés dans l'alcool à 70 degrés, renouvelé jusqu'à déco-

oppement des Céphalopodes, de l'année 1874 à l'année 1879. En 1881, il a publié dans les *Archives de biologie de Van Beneden* (t. II), ses *Untersuchungen über die Entwicklung der Cephalopoden*, dans lesquelles il résume ses anciennes recherches, en y ajoutant quelques faits nouveaux. C'est à ce dernier mémoire que je renvoie constamment, sauf indication précise du contraire.

loration parfaite, puis colorés au carmin et débités en coupes.

L'étude au moyen de coupes est seule possible pour les œufs revêtus de leur follicule, parce que les plis folliculaires qui pénètrent jusqu'à une certaine profondeur dans l'intérieur de l'œuf empêchent d'isoler convenablement le vitellus formatif et de l'étaler pour l'examiner à plat; mais, lorsque les œufs ont abandonné leur follicule et sont tombés dans la poche péritonéale qui renferme l'ovaire, le vitellus formatif, rassemblé au pôle aigu de l'œuf sous la forme d'une lame bien distincte, peut être facilement isolé et examiné à plat dans toute son étendue. Ces préparations de la lame protoplasmique sont les plus instructives, voici comment on les obtient. Les œufs retirés de la poche péritonéale et de l'oviducte où ils sont empilés, sont portés dans un mélange à parties égales, fraîchement préparé, de liqueur de Kleinenberg et d'une solution de bichromate de potasse à 2,5 pour 100 (1). Le chorion qui enveloppe l'œuf devient immédiatement plus ferme; à l'aide de fins ciseaux on coupe l'œuf en travers suivant l'équateur, et l'on porte l'hémisphère aigu dans la liqueur de Kleinenberg seule. Le mélange ci-dessus n'est pas employé comme fixateur, mais seulement pour durcir le chorion et pour permettre de le séparer plus facilement du vitellus; en effet, si l'on coupe l'œuf directement sous la liqueur picro-sulfurique ou sous l'eau de mer, le chorion se gonfle et adhère à la lame protoplasmique dont il est bien difficile de le séparer ensuite sans déchirer cette dernière; au contraire, après l'action du bichromate, le chorion s'enlève comme une calotte en laissant libre et intact le contenu de l'œuf. Les œufs doivent rester à peine une ou deux minutes dans le mélange picro-chromique, et ne doivent pas présenter de traces de coloration par le bichromate. On les place ensuite dans un cristalliseur bas contenant de la liqueur de Kleinenberg, en les faisant reposer sur leur section, de manière que la lame protoplasmique soit tournée

(1) Ce mélange m'a été indiqué par mon ami le Dr R. Fusari, qui l'employait pour ses recherches sur le développement des Téléostéens faites au laboratoire du professeur Kleinenberg.

en haut. Au bout d'une heure et demie on peut, à l'aide d'une spatule, détacher peu à peu la lame protoplasmique du vitellus nutritif sous-jacent, on la reçoit dans un verre plat contenant très peu d'acide picro-sulfurique où elle s'étale d'une manière parfaite. On remplace alors l'acide picro-sulfurique par de l'alcool à 70 puis à 90 degrés. Par cette méthode on obtient des préparations sans aucune déchirure. L'acide osmique et la liqueur de Flemming sont loin de présenter tous ces avantages; ils rendent la lame protoplasmique très friable, il est difficile de l'enlever en entier, en outre ils colorent trop fortement les globules vitellins qui restent attachés à sa face inférieure et obscurcissent la préparation. Cependant on peut les employer lorsqu'on veut faire des coupes totales de l'œuf, et ils rendent des services en permettant de contrôler les résultats fournis par la méthode précédente.

Pour isoler le blastoderme dans les œufs pondus, on emploie exactement la même méthode que ci-dessus, à cela près qu'une fois les premiers stades de la segmentation passés, il n'est plus besoin de couper les œufs sous le mélange de bichromate et de liqueur picro-sulfurique, parce que le chorion se détache très facilement du germe. Il suffit alors de recevoir directement les œufs dans l'acide picro-sulfurique après les avoir dépouillés de leurs enveloppes colorées.

J'ai toujours employé parallèlement (à partir du moment de la chute des œufs) ces deux moyens d'étude : 1° examen à plat du vitellus formatif isolé; 2° coupes en séries, soit de la lame isolée seule, soit de l'œuf entier avec le chorion pour les rapports. Quel que soit le mode de fixation adopté, j'ai employé concurremment les trois modes de coloration suivants : 1° le carmin boracique à l'alcool préparé suivant la formule de P. Mayer, surtout pour la coloration d'embryons avancés; 2° l'hématoxyline de Kleinenberg, qui donne d'excellents résultats dans l'étude de la karyokinèse, — les figures de la division des noyaux se voient très bien après l'emploi de la liqueur picro-sulfurique; — 3° la safranine. Je me suis servi de ce dernier mode de coloration pour contrôler les

résultats que me donnaient les deux autres pour l'étude de la division des noyaux.

L'ovaire d'une Seiche examiné au moment de la reproduction renferme des œufs à tous les stades de développement, les plus petits sont à peine visibles à l'œil nu ; les autres, plus gros, sont revêtus de leur follicule encore lisse, qui devient réticulé dans les œufs plus avancés, enfin un certain nombre ont abandonné l'ovaire et sont tombés dans la poche péritonéale qui l'entoure.

Je décrirai d'abord les plus petits. Ils consistent simplement en une cellule d'assez grande taille (fig. 1) munie d'un noyau, dépourvue de membrane propre, mais enveloppée d'une couche très mince de cellules aplaties qui forment le rudiment du follicule. Le protoplasma est homogène, sans granulations vitellines ni graisseuses ; le noyau ou vésicule germinative, assez volumineux (50  $\mu$  de diamètre), présente une membrane très nette, et un contenu dans lequel on distingue : 1° des globules assez volumineux, sphériques, fortement colorés par le carmin ; 2° des grains évidemment de même nature que les globules, mais beaucoup plus petits qu'eux, et qui forment un passage entre les globules et les éléments de la troisième catégorie qui sont : 3° des granulations fortement colorées, un peu plus grosses que les granulations du protoplasma de l'œuf, et qui constituent une grande partie du contenu nucléaire. Les globules sont en nombre variable, en général d'autant plus nombreux qu'ils sont plus petits ; on en trouve quelquefois seulement un ou deux très gros ; mais le cas le plus général est celui que représente la figure 1. En examinant un certain nombre d'œufs, on voit que les variations dans le nombre et dans la grosseur des globules sont telles qu'il est impossible d'attribuer aucune fixité à ces corps, et qu'il paraît évident qu'ils sont capables de se diviser un grand nombre de fois. Les globules et les grains, étant donnée leur coloration intense par le carmin, doivent être considérés comme représentant la substance chromatique du noyau. Une

telle disposition de la chromatine a été vue dans d'autres œufs. Carnoy (1) a montré que dans le noyau des œufs du Brochet, à un stade jeune la nucléine se présente à l'état de nombreuses sphérules de tailles diverses; les globules et les grains semblent répondre à ces sphérules; quant aux granulations, on verra par la suite qu'elles dérivent probablement des globules et des grains. Après l'action des réactifs, le contenu du noyau se rassemble souvent en un amas plus fortement coloré que le protoplasma de l'œuf, et qui laisse entre la membrane du noyau et lui-même un espace vide. C'est probablement à tout le contenu nucléaire ainsi condensé et fortement coloré que R. Lankester donne le nom de nucléole. Sa figure 14 (2), et la description qu'il donne ensuite de la disparition du nucléole sont bien d'accord avec cette hypothèse. Ussow (3) a dessiné des vésicules germinatives renfermant un certain nombre de corps sphériques qui correspondent évidemment à mes globules chez *Argonauta argo*, *Ommastrephes todarus*, *Loligo vulgaris*.

Dans des œufs un peu plus gros (fig. 2), le follicule jusqu'alors simple et composé de cellules aplaties se complique; celles de ses cellules immédiatement appliquées sur le protoplasma s'arrangent les unes à côté des autres à la manière d'un épithélium, et forment le feuillet interne — feuillet épithélial (R. Lankester), *membrana granulosa* (Ussow) — tandis que les cellules externes se disposent en un feuillet lamelleux — *theca folliculi* (Ussow). — L'œuf qui fait saillie à la surface libre de l'ovaire est rattaché à ce dernier par un pédoncule, et présente dès lors la forme d'un ovoïde avec un pôle fixe (celui qui correspond au pédoncule), large et arrondi, et un pôle libre aigu. Des vaisseaux arrivent par le pédoncule, passent entre le feuillet interne et le feuillet externe; puis la membrane granuleuse jusqu'alors lisse, se fronce, et com-

(1) Carnoy, *la Biologie cellulaire*, p. 223, fig. 80.

(2) E. Ray-Lankester, *The growth of the ovarian Egg...*, p. 39-40.

(3) Ussow, Наблюдения надъ развитіемъ головоногихъ моллюсковъ. *Cephalopoda* Cuv. Moscou, 1879, fig. 1, 4, 6 dans le texte, et 2 A et 5, pl. I.

menge à édifier le système de plis compliqués caractéristique de l'œuf ovarien des Céphalopodes. Pendant ce temps le volume de l'œuf s'est considérablement accru, celui de la vésicule germinative également; cette dernière a maintenant un diamètre double de celui qu'elle avait au stade précédemment décrit. Son contenu a subi en même temps des modifications considérables (fig. 2), le nombre des granulations s'est considérablement augmenté pour répondre à l'accroissement de volume signalé, mais on ne trouve plus un seul globule, et les grains sont devenus très rares, on n'en compte plus que quelques-uns. La disparition des globules et des grains coïncidant avec l'augmentation du nombre des granulations, porte à penser qu'il y a entre ces deux phénomènes une corrélation, et si l'on se rappelle les formes de transition qui existent entre ces divers éléments, il paraît vraisemblable que les globules se sont *résolus* en granulations. A la suite de ces changements, le contenu de la vésicule germinative devient plus uniforme, il se compose d'un fond de granulations fortement colorées, sur lequel se détachent quelques grains. A cause de la forte coloration des granulations, il reste encore plus coloré que le protoplasma de l'œuf (fig. 2).

Mais à mesure que l'évolution de l'œuf continue, les granulations elles-mêmes deviennent de plus en plus fines et ne se colorent plus aussi vivement; de sorte que finalement (fig. 3) la vésicule germinative apparaît remplie d'une masse très finement granuleuse. Cette masse a tous les caractères du protoplasma; moins colorée que le protoplasma de l'œuf, elle renferme quelques corpuscules très colorés, mal définis, et qui semblent résulter de l'accolement de quelques-unes des granulations qu'on trouvait au stade précédent. Une telle structure n'est pas sans analogie avec celle que présentent les œufs du Brochet, auxquels j'ai déjà fait allusion; et les transformations de la vésicule germinative chez ce dernier animal concordent assez bien avec celles qui ont lieu chez la Seiche, en ce sens que, dans les deux cas, le contenu du noyau se compose en majeure partie, au début, de chromatine, tandis

qu'à la fin c'est le protoplasma qui l'emporte de beaucoup en quantité. Carnoy admet que le protoplasma nucléaire provient du protoplasma cellulaire ; chez la Seiche, la transformation de la substance chromatique en protoplasma nucléaire me semble suffisamment prouvée par la disparition progressive de la chromatine à mesure que le noyau grandissant se remplit de protoplasma (1).

La vésicule germinative reste dans cet état environ jusqu'à la déhiscence du follicule. Ray Lankester, qui a suivi avec soin ses transformations, a signalé la disparition du nucléole, qui semble se dissoudre et se perdre dans le contenu de la vésicule germinative. Cette description concorde parfaitement avec ce que j'ai vu, si l'on admet que l'auteur anglais donne le nom de nucléole à tout l'amas de corpuscules chromatiques qui occupe le noyau au début ; car, dans ce cas, la transformation de ces corpuscules colorés en un protoplasma pâle et délicat aurait produit exactement l'apparence d'une dissolution et d'une disparition du nucléole.

Dès que la formation des plis du follicule est assez avancée, les cellules de la membrane granuleuse commencent à sécréter le vitellus nutritif, qui apparaît à la surface des plis comme une couche continue, puis qui se concentre çà et là sous forme de globules s'empilant dans les espaces laissés libres entre les plis. Ces globules sont très réfringents, parfaitement homogènes : ils se colorent fortement par le carmin et par l'hématoxyline. Pressés les uns contre les autres, ils prennent des formes très irrégulières, présentant des dépressions et des crêtes, ou bien des pointes plus ou moins allongées qui leur donnent parfois un aspect étoilé assez semblable à celui de cellules animées de mouvements amiboïdes. Le vitellus nutritif s'accumule au pôle fixe de l'œuf et repousse vers le pôle

(1) Wielowjejski (*Zoolog. Anz.*, 29 juin 1885) a déjà remarqué la possibilité de transformation de la chromatine en la substance pâle et peu colorable du noyau : *Das echte chromatin schwindet nach und nach aus dem Kerne sich vielleicht direct in die andere, in typischen Keimbläschen vorfindende und in Methylgrün nicht farbbare Substanz um wandelnd.*

libre le protoplasma et la vésicule germinative. Comme l'a fait remarquer Ussow, il ne se mélange pas au protoplasma, de sorte que, par son accroissement, il le presse de plus en plus contre la paroi du follicule et le réduit à une lame située au-dessous de la membrane granuleuse, au pôle aigu de l'œuf. La vésicule germinative renfermée dans le protoplasma se trouve par conséquent repoussée à la périphérie. Elle prend place dans un petit espace circulaire qui existe au pôle libre de l'œuf, et vers lequel la membrane granuleuse ne présente pas de plis. Kölliker (1) paraît l'avoir observée en place sur des œufs durcis.

Lorsque la sécrétion du vitellus nutritif est achevée et que l'œuf a atteint sa grosseur définitive, on voit apparaître au-dessous de la membrane granuleuse, entre cette dernière et l'œuf, une membrane protectrice spéciale, le chorion. Le chorion apparaît d'abord sous la forme d'une substance hyaline qui double les plis de la granuleuse en dedans, et en suit naturellement toutes les inflexions. Il est beaucoup plus épais vers le pôle aigu de l'œuf, dans les limites de son contact avec le protoplasma. Au delà des bords de ce dernier, là où la granuleuse repose directement sur le vitellus de nutrition, il est très mince. Au sommet de l'œuf, les membranes folliculaires offrent une disposition particulière en rapport avec la formation du micropyle. Sur la figure 3, on voit qu'en ce point la membrane lamelleuse externe s'épaissit et forme comme une lentille dont la convexité s'engage dans la granuleuse, en la découpant sur une partie de son épaisseur. C'est en ce point que se formera ultérieurement le micropyle. Cette disposition suffit déjà pour indiquer que c'est bien vraiment le follicule qui sécrète la membrane protectrice et que, par conséquent, le nom de chorion donné à cette membrane par Ussow est bien choisi. Pendant les premiers temps de la formation du chorion, sa face inférieure en contact avec le

(1) Kölliker, *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden*, Zürich, 1844, p. 9 et 10.

vitellus formatif est découpée sur de nombreux points par des prolongements que le protoplasma envoie à travers son épaisseur. Cette disposition est due, sans doute, à l'activité propre du protoplasma, qui tend à se rapprocher des cellules folliculaires chargées de la nutrition de l'œuf.

Kölliker avait reconnu l'existence d'un chorion qu'il appelait à tort membrane vitelline. R. Lankester (1) n'a pas vu le chorion, il pensait que l'œuf tombait dans la cavité du corps sans présenter d'enveloppe, et que la membrane percée du micropyle, que l'on trouve autour des œufs pris dans l'oviducte, se formait dans ce conduit. J'ai déjà dit qu'Ussow a reconnu la véritable nature du chorion.

Lorsque l'œuf a subi toutes les modifications décrites ci-dessus, il ne va pas tarder à abandonner ses enveloppes folliculaires pour tomber dans la poche péritonéale; mais, auparavant, la vésicule germinative disparaît. On connaît déjà la structure de la vésicule germinative; au moment présent, elle offre quelques déformations qui résultent de la pression exercée sur elle, plus ou moins directement, par le vitellus nutritif; en outre, les corpuscules colorés répandus dans son intérieur sont devenus plus réguliers d'aspect et forment des petits grains chromatiques très nets. La membrane de la vésicule germinative disparaît alors sans laisser de traces; son contenu se mêle d'une façon absolument parfaite avec le protoplasma qui l'entoure, et on ne trouve plus dès lors, dans l'œuf, que le protoplasma et le vitellus nutritif, le noyau a entièrement disparu. Les grains chromatiques contenus dans la vésicule germinative passent dans le protoplasma, en même temps que la vésicule mêle son contenu à ce dernier, puis s'ordonnent entre eux en formant une couronne (fig. 4).

C'est à ce moment que se produit la déhiscence du follicule. A ce propos, R. Lankester pense que les cellules de la membrane granuleuse, à la fin du développement, émigrent dans l'intérieur de l'œuf, servant ainsi de nourriture à ce dernier et

(1) R. Lankester, *Observ. on the develop. of the Cephalopoda*, p. 38.

amenant en même temps, par la destruction de la granuleuse qui résulte de cette migration, la rupture du follicule. La présence du chorion s'oppose déjà à une telle absorption de la granuleuse; mais, en outre, les figures que donne Lankester pour montrer le passage des cellules dans l'œuf ne me persuadent point. Ainsi dans sa figure 23, planche XII, les points de passage des cellules dans le vitellus sont simplement dus à ce que, en ces endroits, les plis folliculaires ont été coupés obliquement. J'ai représenté (fig. 3), un noyau d'une cellule épithéliale qui semble précisément pénétrer dans le vitellus; mais, lorsqu'on examine les coupes qui suivent et celles qui précèdent la coupe dessinée, on voit bien que ce noyau fait partie d'un pli obliquement coupé et qu'il rentre parfaitement à son rang parmi les autres. En outre, les dessins de l'auteur anglais, qui représentent des cellules émigrées de la paroi dans l'intérieur du vitellus, se rapportent sans doute à des globules vitellins déformés. Je n'ai jamais observé la migration des cellules du follicule dans les œufs possédant leur système de plis complètement édifié. Quoi qu'il en soit, la déhiscence du follicule se produit, les plis s'effacent et l'œuf présente dès lors une surface lisse et unie, formée par le chorion. C'est le chorion qui maintient la forme de l'œuf, dont le contenu mou et presque fluide s'écoule en quelque sorte dès que l'on a coupé cette enveloppe. Le chorion est parfaitement transparent; il est souvent recouvert par places de débris épithéliaux provenant de la membrane granuleuse. Comme je l'ai déjà dit, il présente sa plus grande épaisseur au pôle aigu de l'œuf, où il est percé d'un canal très fin à bords parallèles, le micropyle.

Le micropyle se forme au centre de l'aire circulaire laissée libre entre les plis convergents du follicule; cette aire ne se trouve pas absolument au pôle géométrique de l'œuf, mais un peu au-dessous. Le chorion est appliqué immédiatement sur le corps de l'œuf, et l'on ne trouve pas interposée entre les deux une couche d'albumine, comme on l'a constaté chez d'autres Céphalopodes.

Le chorion mis à part, l'œuf se compose alors du vitellus nutritif qui forme la plus grande partie de sa masse, et du vitellus formatif qui occupe l'hémisphère aigu, sous la forme d'une lame d'épaisseur inégale, assez forte sous la pointe de l'œuf, mais qui va diminuant rapidement vers l'équateur, où elle devient si mince qu'on ne peut l'apercevoir que sur les coupes traitées par l'acide osmique, qui, en faisant ressortir en noir les grains grasieus qu'elle renferme, permet de la reconnaître. En étudiant le bord de cette lame protoplasmique, on voit qu'il s'accroît d'une manière continue aux dépens du vitellus de nutrition, de la même façon que l'on voit se former le protoplasma aux dépens du vitellus des premières sphères de segmentation chez d'autres Mollusques. Il en résulte que l'œuf finit à un moment donné par être entièrement recouvert de protoplasma. Du côté de la face interne (vitelline) du protoplasma, la limite entre ce dernier et le vitellus de nutrition est toujours parfaitement nette et incontestable. Jamais le protoplasma n'envoie de prolongements dans le vitellus, jamais il n'existe entre eux de zone intermédiaire à caractères mixtes et douteux, comme cela se voit dans d'autres œufs méroblastiques. L'œuf de Seiche représente le plus haut type des œufs à vitellus formatif et nutritif séparés, des œufs méroblastiques. Si l'on se rappelle le mode d'apparition du vitellus nutritif qui repousse au-devant de lui le protoplasma sans se mêler à lui, on voit que la distinction entre les deux vitellus est primitive, contrairement à ce qui se passe dans d'autres œufs où elle ne s'établit qu'après la fécondation (Téléostéens).

Lorsqu'on examine la lame protoplasmique à plat après l'avoir isolée du vitellus de nutrition (fig. 5), on y distingue une série de lignes sombres qui convergent vers un point, mais s'arrêtent à une certaine distance de ce dernier, et quelques-unes d'entre elles se réunissant à ce niveau par des anastomoses circonscrivent une sorte de cirque incomplètement fermé. Ces lignes correspondent à des épaissements en forme de crêtes basses et larges que présente le protoplasma à sa face inférieure ou vitelline. Les crêtes correspondent aux

plis des follicules, elles sont des lieux d'élection pour l'absorption du vitellus par le protoplasma, absorption qui s'opère de la manière suivante : un globule vitellin, recouvert par le protoplasma, est finalement attiré dans l'épaisseur de ce dernier ; là il s'entoure d'une vacuole claire, se décolore et se fragmente, puis ces fragments eux-mêmes disparaissent et la vacuole subsiste seule à sa place. Ces vacuoles disparaissent aussi après un certain temps, ou du moins cela est probable, car on en trouve de toutes les grandeurs, jusqu'à de très petites, ce qui tend à faire croire que leur contenu se répand peu à peu dans le protoplasma.

La disposition des crêtes est la même que celle des plis longitudinaux du follicule, et l'aire circulaire qu'elles entourent répond à l'aire dépourvue de plis dans laquelle se trouve le micropyle. Vers leur périphérie, ces crêtes diminuent de hauteur et de largeur, et, après s'être quelquefois divisées, se perdent dans le protoplasma où elles forment encore parfois des réseaux assez peu nets qui semblent correspondre aux mailles du follicule. Cette disposition tend cependant peu à peu à s'effacer, le nombre des crêtes diminue et l'on voit celles qui restent disparaître progressivement. Il est probable que cette ordonnance des crêtes est commandée par l'arrangement des plis du follicule dont elle est comme un dernier reflet.

La couronne de grains chromatiques que j'ai signalée plus haut se retrouve facilement, mais dans la plupart des œufs elle est devenue la plaque équatoriale d'un fuseau. Ce fuseau (fig. 6) est de petite taille, il est situé obliquement dans l'épaisseur de la lame protoplasmique ; il occupe presque toujours le bord du cirque entouré par les crêtes, et de préférence l'épaisseur d'une des crêtes qui en forment la bordure. La direction de ce fuseau par rapport au centre de convergence des crêtes est assez variable, mais en l'absence de point de repère précis, je ne puis la spécifier davantage. Ce fuseau qui provient en somme de la vésicule germinative puisqu'il se forme autour des grains chromatiques qu'elle renfermait, paraît évidemment correspondre au fuseau qui produit les vésicules

directrices, aussi je le nommerai *premier fuseau de direction*. Je l'ai retrouvé dans les œufs pris dans l'oviducte de différentes Seiches. Malgré mes soins, je n'ai jamais pu observer la formation des globules polaires : tous les fuseaux que j'ai examinés se trouvaient à peu près au même point d'évolution, à savoir au moment où les grains chromatiques dessinent la plaque équatoriale.

Köl liker (1) avait reconnu que la vésicule germinative a disparu dans les œufs après qu'ils ont abandonné leur follicule. Trente ans après, R. Lankester (2) confirmait ces données. Au contraire Ussow admit dès ses premiers travaux que la vésicule germinative persiste et est divisée en deux par le premier sillon de segmentation. Dans son dernier mémoire, après avoir signalé en note (3) que les transformations de cette vésicule pouvaient bien lui avoir échappé à l'époque où il faisait ses recherches, il reproduit dans le cours du texte et dans ses conclusions son opinion ancienne. Grenacher (4), dans des œufs pondus et non segmentés, n'a pas trouvé de vésicule germinative.

Il importe de résumer rapidement les données que nous avons acquises sur la structure de l'œuf ovarien, ce sera la fin de ce chapitre. L'œuf est au début une simple cellule pourvue de son noyau, et entourée de quelques cellules aplaties qui lui forment un rudiment de follicule. Le follicule se complique bientôt, et présente une couche interne épithéliale, et une couche externe conjonctive et lamelleuse. La couche épithéliale se plisse suivant des méridiens et des cercles de latitude, et commence à sécréter le vitellus nutritif qui ne se mêle pas au protoplasma ovulaire, mais le repousse à la périphérie sous le pôle aigu de l'œuf avec la vésicule germinative qu'il renferme. Les cellules du follicule n'émigrent pas dans l'intérieur

(1) Köl liker, *Entwick. der Cephal.*, p. 10.

(2) R. Lankester, *Devel. of the Ceph.*, p. 39.

(3) Ussow, *Untersuchungen über die Entwickl. Ceph.*, p. 590.

(4) Grenacher, *Zur. Entwickl. der Ceph.* (*Zeitschrift für wissensch. Zool.*, XXIV, 1874, p. 424).

de l'œuf pour servir à sa nourriture, et fournissent simplement à ce dernier leur sécrétion. L'œuf s'accroît; la vésicule germinative s'accroît en même temps et subit des modifications considérables; son contenu, qui consistait principalement, au début, en matière chromatique à différents états de division, ne renferme plus maintenant que quelques grains chromatiques répandus dans une masse considérable de protoplasma finement granuleux. Lorsque les cellules folliculaires ont sécrété tout le vitellus nutritif nécessaire à l'œuf, elles fournissent à ce dernier une enveloppe protectrice munie d'un micropyle : le chorion. La vésicule germinative disparaît alors, mêlant son contenu au protoplasma de l'œuf dans lequel les grains chromatiques qu'elle renfermait, devenus libres, s'ordonnent en une couronne qui deviendra la plaque équatoriale du premier fuseau de direction. A ce moment les plis du follicule s'effacent et l'œuf tombe dans la cavité péritonéale. L'œuf est mûr, son vitellus formatif que l'on peut aisément isoler du vitellus nutritif (méroblastie) présente encore quelques traces de la disposition plissée du follicule, sous la forme de crêtes longitudinales (méridiennes) convergentes qui s'arrêtent un peu avant d'arriver à leur pôle de réunion, et circonscrivent ainsi une aire circulaire en un point du pourtour de laquelle se trouve le premier fuseau de direction. Les œufs que l'on trouve dans l'oviducte ne présentent jamais de globules polaires.

## CHAPITRE II

### La fécondation.

Lorsqu'on examine un certain nombre de pontes de Seiche, on en trouve toujours quelques-unes dont les œufs ne présentent encore aucune trace de segmentation. C'est là un fait connu depuis longtemps, Kölliker l'a signalé (1) et Ussow l'a observé également (2); mais, jusqu'à présent, personne n'a

(1) *Entwick. der Cephal.*, p. 20.

(2) *Untersuch. ub. d. Ent.*, p. 574.

donné de plus amples détails sur la structure de ces œufs, ni sur les phénomènes dont ils sont le siège avant le commencement de la segmentation. Grâce aux méthodes que j'ai employées, et aussi à l'abondance des matériaux que j'ai eus entre les mains, je puis combler cette lacune et fournir des données précises sur cette phase du développement. Le présent chapitre est consacré à l'exposition de ces données, desquelles il résulte, pour le dire tout de suite, que le temps qui s'écoule entre le moment de la ponte et le commencement de la segmentation est employé à la conjugaison de deux noyaux en un seul, qui devient le premier noyau de segmentation, c'est-à-dire à l'accomplissement des phénomènes internes (intra-ovulaires) de la fécondation.

Les œufs fraîchement pondus se reconnaissent à ce que leur capsule est particulièrement lisse et brillante, assez épaisse, de la consistance d'une gelée solide, qui donne au toucher une sensation d'élasticité, et en même temps de mollesse spéciales; plus tard, la substance de la capsule devient plus ferme, la capsule s'amincit, et l'œuf, au toucher, est plus dur et plus résistant.

Si l'on examine le vitellus formatif de ces œufs, on voit que la lame qu'il constitue possède une structure bien différente de celle qu'elle avait dans les œufs renfermés dans l'oviducte. Les épaississements en forme de crêtes qu'elle présentait alors ont disparu, et son aspect est devenu plus uniforme. On peut la considérer comme formée de fines granulations plongées dans une substance hyaline; peu à peu, les granulations se rassemblent autour d'un point, formant un épaississement circulaire ou ovale, de sorte que la lame protoplasmique, constituée par le vitellus formatif, semble finalement composée de deux parties : une aire centrale granuleuse à peu près circulaire, assez épaisse, et une partie périphérique mince, pâle et hyaline. Il n'y a pas entre ces deux parties de limite tranchée, en ce sens que les granulations de l'aire centrale passent sans transition brusque dans la zone périphérique, mais là elles sont très rares, de sorte que le contraste entre

les deux régions est très marqué. L'aire granuleuse répond au *disque germinatif*, c'est elle qui sera plus tard le siège de la segmentation, et pendant toute la durée de cette dernière, elle s'accroîtra d'une manière continue par tout son pourtour aux dépens de la portion hyaline. La condensation des granulations protoplasmiques autour d'un point pour former l'aire granuleuse s'opère peu à peu; elle est beaucoup moins marquée dans les œufs fraîchement pondus (fig. 7) que dans ceux qui sont sur le point de se segmenter (fig. 10). Sous quelle influence se produit ce remaniement du protoplasma, en vertu duquel il se différencie en un disque germinatif granuleux et en une portion hyaline marginale, nous le verrons plus loin; pour le moment, je ferai seulement remarquer que le disque germinatif ne se trouve pas situé exactement au pôle aigu de l'œuf, mais assez au-dessous de lui (Köl liker).

Sur un point du pourtour du disque germinatif, on trouve deux petites cellules de taille et de forme différentes, qui sont les vésicules directrices ou globules polaires. Elles sont dépourvues de membrane propre isolable, mais à leur périphérie le protoplasma forme une très mince couche différenciée. La plus grande a une forme allongée, irrégulière, elle possède deux noyaux situés aux deux extrémités de son plus grand diamètre, ce qui indique qu'elle a été le siège d'une division, laquelle toutefois est restée incomplète et limitée au noyau. La division d'une des vésicules directrices est un fait assez répandu chez les Mollusques, et il faut voir dans la disposition décrite ci-dessus une tendance à cette division; mais je n'ai jamais vu chez la Seiche cette division s'effectuer réellement de manière à porter à trois le nombre total des vésicules directrices. Cependant Ussow en décrit trois chez *Loligo* et *Argonauta*. La vésicule directrice binucléée est sans doute la première des deux vésicules de direction, c'est en effet celle-ci qui se divise d'habitude. Elle manque souvent dans des préparations où l'autre persiste. La seconde vésicule directrice est plus petite, arrondie ou ovoïde, pourvue quelquefois de fins

prolongements qui semblent être des pseudopodes (fig. 7). Elle possède un seul noyau. Dans tous les œufs que j'ai observés après la ponte, les vésicules directrices étaient déjà formées. Ussow n'a pas reconnu dans les vésicules directrices la présence d'un noyau et les considère comme de simples sphérules protoplasmiques; il admet, sans plus d'explications du reste, qu'elles se forment après la fécondation (1).

Le disque germinatif est formé, comme je l'ai dit, de granulations protoplasmiques. Ces granulations sont souvent disposées en files qui convergent autour du centre du disque comme des rayons, ce qui semble déjà indiquer qu'elles obéissent dans leur groupement à une attraction exercée au niveau du centre du disque. Dans l'épaisseur de l'aire granuleuse et particulièrement vers sa périphérie, on trouve en outre un grand nombre de vacuoles claires de grandeurs variables, disposées elles aussi en files radiales, et qui font place vers le centre du disque à de petites sphères brillantes (fig. 10) qui ne se colorent pas par l'hématoxyline ni par le carmin, et que l'acide osmique teint en noir foncé comme des gouttes de graisse. Les vacuoles ont été vues par Ussow, qui les a interprétées (assez mal à mon sens) comme des noyaux altérés provenant des cellules épithéliales du follicule émigrées à l'intérieur de l'œuf. Avec les réactifs usités aujourd'hui, qui ne permettent pas de méconnaître un noyau, il est impossible de se méprendre sur la nature de ces vacuoles, ce sont tout simplement des espaces clairs formés autour des grains vitelins digérés par le protoplasma; dans quelques-unes d'entre elles (fig. 7), on voit encore des fragments de globules vitelins décolorés.

Dans l'épaisseur du disque germinatif, on trouve deux noyaux assez semblables d'aspect, quoique de taille un peu inégale, mais qui présentent dans des œufs différents des variations assez considérables, tant dans leur volume que dans leur position réciproque. Les figures 7, 8 et 9 montrent

(1) *Untersuchungen über d. Entw.*, p. 590.

quelques dispositions typiques de ces noyaux. Dans le cas représenté (fig. 7), la concentration du protoplasma granuleux n'est pas encore poussée très avant, et le disque germinatif, bien que déjà indiqué, n'est ni aussi épais ni aussi large qu'il le sera plus tard. On observe à son bord supérieur une seule vésicule directrice dont le corps, en forme de ballon, émet par son extrémité arrondie deux fils très fins qui sont probablement des pseudopodes. Un peu au-dessous d'elle, on trouve un noyau arrondi de petite taille ( $12\ \mu$ ) dépourvu de toute autre membrane qu'une mince couche de chromatine (1), et dont le contenu clair renferme des grains colorés à peu près tous de même grosseur. Il n'y a pas de nucléole. A une assez grande distance du premier noyau, on en trouve un second un peu plus gros ( $14\ \mu$ ), mais possédant d'ailleurs exactement les mêmes caractères que le premier.

Dans un autre œuf (fig. 9), l'aire granuleuse est plus marquée, et dans son épaisseur, on trouve deux noyaux semblables aux précédents, mais plus grands et plus rapprochés l'un de l'autre. Comme dans le cas précédent, le plus petit ( $20\ \mu$ ) est le plus rapproché de la vésicule directrice, qui dans ce cas encore est unique. Autour du plus gros ( $22\ \mu$ ), on voit une couronne de rayons protoplasmiques. Ce noyau paraît être le centre du groupement du protoplasma granuleux, qui aboutit à la formation de l'aire granuleuse, car le système de rayons qui l'entoure se confond absolument avec celui que présente l'ensemble des granulations de cette aire.

Les deux noyaux ne sont pas situés à une même hauteur dans l'épaisseur du disque germinatif, le plus petit est placé un peu plus superficiellement que le plus gros; aussi, lors du contact, le plus petit passe un peu au-dessus du plus gros et se superpose à lui. C'est ce que montre la figure 8, qui représente deux noyaux superposés et dessinés à part, sous un

(1) On verra plus loin, à propos de la genèse des noyaux de segmentation, dont la structure se rapproche beaucoup de celle des pronuclei, sur quoi je me fonde pour admettre la nature chromatique de la très fine pellicule qui limite ces derniers.

plus fort grossissement, pour montrer quelques détails de leur structure. On voit qu'ils renferment quelques filaments de chromatine avec des grains de la même substance, qui forment un réseau peu compliqué, aux points nodaux duquel on trouve quelques sphérules de chromatine assez volumineuses. Faut-il considérer ces dernières comme des nucléoles? Je ne le crois pas, parce que je ne les ai rencontrées qu'un très petit nombre de fois, et que leurs dimensions pas plus que leur présence n'ont aucune fixité. Ce sont donc des dispositions en quelque sorte accidentelles, et de peu d'importance.

Après que ces deux noyaux sont restés au contact pendant un certain temps, leur paroi disparaît sur toute leur surface de contact, leur contenu se mêle et l'on ne voit plus à leur place qu'un seul noyau dont la structure est la même que celle des noyaux qui lui ont donné naissance (fig. 10). Ussow a observé ce noyau (1), mais il l'a pris pour la vésicule germinative qui aurait persisté. Bien qu'il soit inutile de réfuter longuement cette interprétation après la série d'observations qui précèdent, il est bon toutefois de faire remarquer que la vésicule germinative se distingue du noyau en question par de nombreux caractères, entre autres par sa taille qui est relativement énorme à côté de celle de ce dernier.

L'examen rapide que nous venons de faire, montre que deux noyaux d'abord assez petits et placés à une assez grande distance l'un de l'autre dans le disque germinatif ont marché l'un au-devant de l'autre, grossissant pendant leur trajet, se sont joints, et finalement se sont fusionnés en un seul. Si je dis par anticipation que ce dernier noyau est le premier noyau de segmentation, il est évident que nous avons eu sous les yeux les phénomènes de la fécondation, et que les deux noyaux trouvés dans le disque germinatif sont le *pronucleus mâle* et le *pronucleus femelle*. Leur présence dans des œufs fraîche-

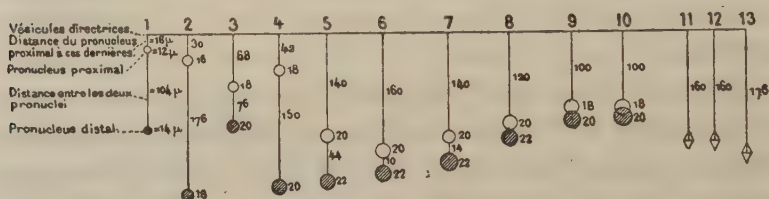
(1) *Untersuch. über d. Entwickl.*, p. 587 et suivantes, et *Наблюдения*, etc., pl. II, fig. 12.

ment pondus et non encore segmentés, leur marche à la ren contre l'un de l'autre, et leur fusion en un seul noyau qui est le premier noyau de segmentation ne peuvent laisser de doute sur leur signification. Je reviendrai plus longuement sur eux, mais auparavant je veux faire remarquer dès maintenant que ce sont eux précisément qui semblent grouper autour d'eux les granulations protoplasmiques qui forment le disque germinatif. En effet, peu marqué dans les cas où les pronuclei sont éloignés l'un de l'autre, ce disque devient de plus en plus distinct à mesure qu'ils se rapprochent, et il est toujours parfaitement constitué lorsque le premier noyau de segmentation est formé.

Il semble donc que les pronuclei exercent une influence considérable sur le groupement du protoplasma pendant leur trajet à travers ce dernier, et les rayons protoplasmiques qui les entourent (bien que plus marqués autour de l'un des deux, ces rayons ne sont pas l'apanage exclusif d'un seul des pronuclei), — seraient une des marques visibles, la seule peut-être dans les œufs holoblastiques, de cette influence. Les remaniements que la fécondation opère dans la lame protoplasmique de l'œuf de la Seiche, peuvent se rapprocher de l'action qu'elle exerce dans l'œuf de quelques Téléostéens, par exemple, où elle détermine la séparation du vitellus formatif d'avec le vitellus nutritif, avec lequel il était jusqu'alors intimement mêlé. Comme, chez les Céphalopodes, la séparation entre les deux vitellus existe dès le principe, la fécondation se borne chez eux à spécialiser pour ainsi dire dans le protoplasma la partie qui sera le siège de la segmentation, le disque germinatif.

Pour étudier de plus près la marche des pronuclei, j'ai représenté d'une manière schématique leurs positions relatives, entre eux et par rapport aux globules polaires, dans un certain nombre de cas. Ces schémas reproduisent des rapports parfaitement exacts. En effet, ayant pris les mesures micrométriques du diamètre de chaque pronucleus, de la distance où se trouve chacun d'eux des vésicules directrices et de l'in-

tervalle qui les sépare l'un de l'autre, j'ai reporté ces mesures sur le papier en gardant rigoureusement leurs proportions, et j'ai établi ainsi des figures parfaitement exactes, qui retracent sous une grande amplitude les faits observés. Je dois avertir seulement que les pronuclei et les vésicules directrices sont représentés ici sur une même ligne droite, ce qui est rarement le cas dans la nature. Ces schémas montrent mieux que de longues descriptions la marche des pronuclei et ils permettent d'en étudier les détails.



On voit tout d'abord que, quelle que soit la grandeur des pronuclei, ils présentent toujours entre eux la même différence de taille (soit  $2\mu$  environ la différence de leur diamètre), ce qui indique qu'ils s'accroissent proportionnellement à leur diamètre primitif. Le plus petit est d'habitude le plus rapproché des globules polaires ; pour cette raison, je l'appellerai pronucleus proximal, réservant au plus gros qui est plus éloigné des globules polaires, le nom de pronucleus distal. Dans le plus grand nombre de cas on observe la disposition que je viens de signaler ; cependant, deux fois, j'ai vu le plus gros pronucleus être le plus rapproché des vésicules directrices.

Si l'on cherche la règle qui préside à l'accroissement des pronuclei, on voit qu'ils sont d'autant plus grands, toutes choses égales d'ailleurs, que le proximal est plus éloigné des globules polaires. Ainsi les pronuclei les plus petits se rencontrent dans les cas représentés dans les schémas 1 et 2, où la distance qui sépare le plus petit pronucleus des globules polaires est réduite à son minimum, soit  $16\mu$  et  $30\mu$ . On peut

donc supposer que le point de départ du pronucleus proximal est assez voisin des globules polaires, car il est clair, d'autre part, que d'une manière générale l'accroissement des pronuclei augmente avec le chemin qu'ils parcourent. Par conséquent, on peut admettre que les deux pronuclei partent de deux points assez distants l'un de l'autre, dont l'un est situé au voisinage des globules polaires, et l'autre assez loin de ces derniers, mais tous les deux étant du même côté des vésicules directrices. Pendant la marche des pronuclei leur diamètre s'accroît; lorsqu'ils sont voisins, le plus petit peut avoir un diamètre de 18 à 20  $\mu$ , le plus grand de 20 à 22  $\mu$ . Leur rencontre et leur conjugaison ont lieu à une distance des vésicules directrices assez variable, dont on peut fixer la moyenne à 120  $\mu$  environ. Si l'on compare les cas où les pronuclei sont les plus distants, avec ceux où ils sont accolés ou fusionnés, on voit que la rencontre a lieu à une distance des vésicules directrices plus grande que la moitié de celle qui sépare de ces dernières le pronucleus distal: par conséquent, que le pronucleus proximal, que l'on peut considérer au début comme très voisin des vésicules directrices, a parcouru la plus grande partie du chemin pour aller se fusionner avec le distal. Cette règle paraît être constante, du moins je n'ai pas observé un seul cas qui lui soit contraire; et elle est intéressante à signaler, parce qu'elle semble montrer que dans la marche des deux pronuclei tout se passe comme si ces deux corps étaient attirés l'un vers l'autre, suivant les lois de l'attraction universelle (1).

S'il est facile de distinguer les pronuclei entre eux, l'un étant constamment plus petit et voisin des globules polaires, l'autre plus gros et éloigné de ces derniers, peut-on main-

(1) Je ne veux pas dire que l'attraction universelle soit la cause première de la marche des pronuclei à la rencontre l'un de l'autre; cette cause doit résider dans leur nature même, puisque l'on sait que les pronuclei, sexuellement différents, s'attirent seuls, tandis que ceux de même nature se repoussent (Fol); mais le mouvement de conjugaison une fois commencé, sa marche paraît réglée par les lois de l'attraction universelle.

tenant dire lequel des deux est le pronucleus mâle, lequel est le pronucleus femelle? N'ayant pas assisté à la formation des pronuclei, il m'est impossible de répondre à cette question. J'avais pensé tout d'abord (1) que le petit pronucleus, étant assez voisin des globules polaires et, par suite, du micropyle, point d'entrée des spermatozoïdes, pouvait être le pronucleus mâle. Mais, comme il m'a été impossible de fixer d'une manière précise la distance du micropyle aux vésicules directrices, — le chorion qui porte le micropyle ayant dû être enlevé dans les préparations — je préfère laisser la question non résolue.

J'ai dit plus haut que les deux pronuclei et les vésicules directrices ne se trouvaient pas toujours sur une même ligne droite. En effet, dans un certain nombre de cas, une ligne menée par ces deux noyaux passe un peu à droite ou un peu à gauche des vésicules directrices. C'est une observation extrêmement facile à répéter, et qui ne laisse pas d'incertitude. La ligne qui joint les centres des deux pronuclei fait un très petit angle (20 degrés au plus) avec une ligne qui passe par les vésicules directrices et le centre du disque germinatif. Dans les figures 7 et 9, la vésicule directrice coïncide presque avec la direction des pronuclei; toutefois, on voit que pour la figure 7 la vésicule se trouve rejetée un peu à gauche, et dans d'autres cas cela est bien plus marqué. J'ai noté dans trente-quatre œufs que les vésicules directrices se trouvaient quinze fois sur la ligne des deux pronuclei, douze fois étaient situées à droite de cette ligne et sept fois à gauche. Ces chiffres n'ont d'autre but que de montrer que mes observations reposent sur un nombre de faits suffisant pour avoir quelque valeur, et comme on le verra dans la suite, il était d'une grande importance de préciser les rapports que je viens de signaler, rapports qui, chez la Seiche, peuvent s'observer plus facilement peut-être que partout ailleurs, à cause de la disposition du vitellus formatif en une lame mince, qui fait que les phénomènes de la

(1) *Développ. de la Seiche* (Zoolog. Anzeig., n° 256, 1887).

conjugaison se passent pour ainsi dire sur un même plan et sur une surface relativement très étendue.

Il est possible d'aborder maintenant une question encore assez mal connue : le mode de fécondation de la Seiche. Ce que je vais dire s'applique à la Seiche, au Calmar, et probablement aussi à tous les Céphalopodes qui placent leurs spermatophores sur la membrane buccale des femelles, mais à ceux-là seuls. Le mode opératoire de la fécondation, je ne dis pas la fécondation en elle-même, est en effet assez divers chez les Céphalopodes, et c'est pour avoir voulu généraliser à tous ces animaux les résultats recueillis pour quelques-uns d'entre eux que l'on a commis des erreurs.

D'après l'état des œufs qui, pris dans l'oviducte, présentent à peine les premiers phénomènes de la maturation, et ne renferment jamais les pronuclei que l'on trouve au contraire toujours après la ponte, on peut affirmer hardiment que la fécondation n'est pas interne. Où et à quel moment se fait-elle donc ? On sait que les Seiches (1), pour pondre, lancent par leur entonnoir leurs œufs revêtus seulement de leur chorion, puis les retiennent quelque temps entre leurs bras ventraux, et avec l'aide de ces derniers et de leur membrane buccale, les enroulent dans la lame élastique qui constitue leur enveloppe, et les fixent aux corps submergés. On sait aussi depuis longtemps que la membrane buccale de la femelle porte, après l'accouplement, un certain nombre de spermatophores qui y sont déposés par le mâle. Cela avait déjà fait penser à quelques auteurs que la fécondation avait lieu au moment où les œufs viennent en contact avec la membrane buccale. Depuis, j'ai moi-même décrit il y a trois ans (2), dans la membrane buccale des Seiches et des Calmars, une disposition qui donnait à cette hypothèse une nouvelle force. Il existe, en effet, chez la Seiche, dans l'axe de chacun des lobes ventraux de la membrane buccale, une sorte de poche racémeuse allongée, qui

(1) P. Fischer, *Manuel de Conchyliologie*, p. 70.

(2) *Sur la fécondation chez les Céphalopodes (Comptes rendus de l'Acad. des Sciences, septembre 1885).*

débouche au sommet du lobe et qui, au moment de la reproduction, est constamment remplie de spermatozoïdes venus des spermatophores déposés sur la membrane buccale, et qu'elle a collectés, pour les tenir en réserve. Ces organes sont à n'en pas douter des poches copulatrices, et ils assurent en quelque sorte le rôle de la membrane buccale dans la fécondation. Mes recherches actuelles, en montrant que la fécondation (conjugaison des pronuclei) n'a lieu qu'après la ponte, et ne se rencontre jamais dans les œufs encore renfermés dans la poche ovarienne et dans l'oviducte, viennent à l'appui de l'hypothèse que les dispositions anatomiques avaient fait formuler. On peut dire, par conséquent, que chez la Seiche l'imprégnation des œufs se fait par le moyen des poches copulatrices de la membrane buccale, au moment où l'œuf est saisi par les lobes de cette membrane pour être revêtu de ses enveloppes et fixé à son support. La conjugaison des noyaux mâle et femelle est accomplie peu d'heures après la ponte.

Il n'est pas possible de fixer d'une manière précise le temps employé à la conjugaison des pronuclei. J'ai trouvé ces derniers dans des œufs qui m'étaient apportés le matin par les pêcheurs, et qui avaient été très probablement pondus pendant la nuit, ou tout au moins quelques heures avant le moment où ils venaient entre mes mains (1).

Kölliker, qui avait parfaitement observé la disparition de la vésicule germinative dans les œufs renfermés dans la cavité du corps et qui pensait que cette disparition coïncidait avec la fécondation, croyait que chez la Seiche les œufs étaient fécondés dans l'intérieur du corps, lors de la rupture du follicule, par des spermatozoïdes venus des spermatophores placés par le mâle dans la cavité palléale de la femelle, et qui au-

(1) J'ai eu un grand nombre de pontes récentes par un pêcheur qui, occupé à prendre des Seiches en se servant d'une femelle captive, explorait avec attention le long des quais les plantes submergées auxquelles sont attachés les œufs, et ne manquait pas de voir une ponte pour ainsi dire dès qu'elle était déposée. Les œufs se trouvent en plus grande abondance le long du côté est du port, depuis la lanterne de San-Salvatore jusqu'à l'embarcadère de Reggio.

raient gagné la cavité du sac ovarien par les conduits génitaux et par les conduits aquifères. Un tel mode de fécondation peut être celui des Octopodes et des Décapodes qui placent les spermatophores dans la cavité palléale de la femelle, mais il ne se rencontre pas chez la Seiche.

Ussow, ayant observé des œufs segmentés dans l'oviducte de l'Argonaute, admet que chez tous les Céphalopodes la fécondation est interne (*loc. cit.*, p. 574) et qu'elle a lieu au moment où l'œuf abandonnant son follicule tombe dans la cavité du corps (*ibid.*, p. 586). Mais, comme il a observé que chez un grand nombre de Céphalopodes y compris la Seiche, la segmentation ne commence qu'assez longtemps après la ponte, il imagine que chez ces derniers il s'écoule un certain temps entre la fécondation et la segmentation, ce qui n'aurait pas lieu chez l'Argonaute. Il n'est pas besoin de recourir à une telle explication. Si chez l'Argonaute la segmentation est déjà commencée dans l'oviducte, c'est que la fécondation est interne; si elle n'est pas encore commencée chez la Seiche, c'est que la fécondation est externe. Mais dans les deux cas le temps qui s'écoule entre l'imprégnation et le commencement de la segmentation peut être le même. Ussow, comme Kölliker, a généralisé à tous les Céphalopodes un mode de fécondation qui n'appartient qu'à quelques-uns d'entre eux.

Fol (1) a trouvé chez la Sépiole, dans des œufs fraîchement pondus, un certain nombre de spermatozoïdes morts, rassemblés autour du micropyle ou même engagés dans ce canal. Cette observation est plutôt en faveur d'une fécondation externe. Chez la Sépiole les spermatophores sont disposés autour de l'orifice de l'oviducte dans la cavité palléale, et il est probable que la fécondation se fait au moment même de l'expulsion des œufs. Cependant il n'est pas impossible que quelques spermatozoïdes pénètrent dans l'intérieur du corps par l'oviducte et y fécondent les œufs.

En somme la fécondation est interne chez les Octopodes

(1) Fol, *Recherches sur la fécondation*, p. 248.

(Ussow) ; elle peut encore être interne chez les Décapodes qui placent leurs spermatophores dans la cavité palléale de la femelle ; elle est externe et se fait au moyen des poches copulatrices de la membrane buccale chez la Seiche et chez les Céphalopodes qui placent leurs spermatophores sur la membrane buccale des femelles.

*Résumé.*—L'œuf abandonne l'oviducte avant d'être fécondé. Il est expulsé par l'entonnoir, saisi par les bras ventraux et la membrane buccale, arrosé de sperme par les poches copulatrices que renferme cette dernière ; puis il est enveloppé dans sa capsule et fixé aux corps submergés.

La formation des globules polaires a lieu sans doute au moment où l'œuf est expulsé (le premier fuseau de direction existe dans les œufs renfermés dans l'oviducte). Dans les œufs les plus fraîchement pondus que j'ai observés, les globules polaires étaient toujours parfaitement formés.

Ces œufs renfermaient toujours deux petits noyaux (*pronucleus mâle* et *pronucleus femelle*), en marche l'un vers l'autre, en voie de conjugaison ou déjà conjugués. Les deux pronuclei ont une structure identique, ils ne possèdent pas de membrane propre isolable, mais une très fine pellicule de chromatine ; leur contenu clair est semé de grains chromatiques nombreux et de petite taille, rarement disposés en réseau bien net. Leurs diamètres sont différents.

Le plus petit est toujours le plus rapproché des vésicules directrices, le plus volumineux est plus éloigné de ces dernières.

D'abord de petite taille lorsqu'ils sont éloignés l'un de l'autre, les pronuclei grossissent au fur et à mesure qu'ils se rapprochent ; mais leur accroissement est proportionnel à leur volume primitif, de sorte qu'ils gardent toujours la même différence de grandeur.

Les deux pronuclei marchent à la rencontre l'un de l'autre et se fusionnent en formant un noyau, *le premier noyau de segmentation*.

Pendant la marche des pronuclei à travers le vitellus for-

matif, les granulations protoplasmiques que renferme ce dernier, se groupent autour des pronuclei en formant un disque assez épais, le *disque germinatif*. A sa périphérie le disque germinatif passe dans le restant du vitellus formatif, qui constitue une lame très mince, hyaline, laquelle s'étend assez loin sur le vitellus nutritif et se confond peu à peu avec ce dernier.

Les globules polaires sont situés sur le bord du disque germinatif, ils sont au nombre de deux, l'un d'eux possède deux noyaux. Le premier noyau de segmentation est situé à peu près, mais non pas exactement, au centre du disque germinatif.

Une ligne menée par les centres des deux pronuclei, et prolongée jusque vers le bord du disque germinatif, rencontre rarement les vésicules directrices, mais passe souvent un peu à droite ou un peu à gauche de ces dernières.

### CHAPITRE III

#### La segmentation.

D'après Ussow, la segmentation commence, dans l'œuf de la Seiche, de cinq à huit heures après la ponte. N'ayant pas moi-même observé le moment de la ponte, je ne sais si ces données sont rigoureusement exactes; en tous cas elles sont vraisemblables : attendu que la conjugaison des pronuclei et la formation du premier noyau de segmentation demandent, comme on l'a vu, un certain nombre d'heures, et que la conjugaison des pronuclei ne commence qu'après la ponte. On peut donc admettre que la segmentation ne commence jamais moins de quelques heures après la ponte, sans fixer d'une manière plus précise ce nombre d'heures. Au point de vue pratique, il est certain qu'il est extrêmement commun de rencontrer des œufs non segmentés, Kölliker le premier en a observé beaucoup pendant ses recherches.

Depuis Kölliker, Ussow est le seul qui ait donné une description complète de la segmentation. Les autres naturalistes

qui se sont occupés de ce sujet n'ont décrit convenablement que quelques stades, les plus remarquables, et ont laissé subsister de nombreuses lacunes. Mais la description d'Ussow n'est pas elle-même à l'abri de toute critique; tout d'abord elle ne paraît pas pouvoir s'appliquer à la Seiche, ensuite il est certain, comme on le verra par la suite, qu'après les premiers stades la marche de la segmentation a été établie d'une manière arbitraire. Enfin les comparaisons que l'auteur semble vouloir faire entre la segmentation des Céphalopodes et celle des autres Mollusques me paraissent peu correctes. Pour toutes ces raisons, il m'a semblé utile de reprendre entièrement l'étude de ce point important du développement. J'ai pu le faire avec d'autant plus de facilité que mes matériaux étaient très abondants, et que la liqueur de Kleinenberg que j'employais comme agent fixateur met admirablement en lumière les phénomènes de la division des noyaux, qui m'ont été d'un grand secours pour suivre la marche de la segmentation, en me permettant de retrouver aisément les descendants d'une même cellule, et de préciser ainsi le rôle de chaque cellule dans la segmentation.

Le premier sillon de segmentation divise le disque germinatif en deux parties, lesquelles se divisent à leur tour et en forment quatre, et cette bipartition se continue régulièrement pendant assez longtemps. Lorsque les parties en lesquelles le germe est ainsi divisé atteignent un certain nombre, elles ne se divisent plus toutes simultanément, mais les unes commencent et achèvent leur division avant les autres. En tous cas la segmentation ne recommence jamais, dans un élément d'un blastoderme, avant qu'elle ait porté sur tous les éléments de ce blastoderme, présents au moment où les premières divisions se sont montrées. Chaque fois que la segmentation se sera effectuée, d'une manière simultanée (premiers stades) ou d'une manière progressive (stades ultérieurs), sur toute l'étendue d'un blastoderme, je dirai qu'un stade de la segmentation est accompli. Ainsi le premier stade est celui où le germe se divise en deux; au deuxième stade le germe se divise

en quatre, au troisième en huit et ainsi de suite. Ce mode de distinguer les stades n'a pas été admis par tout le monde ; ainsi Ussow (1) compte comme stades véritables, des dispositions évidemment transitoires, son stade III établi pour des blastodermes divisés en six parties est pour moi une phase intermédiaire entre les stades II et III ; j'en dirai autant de son stade X, etc., etc. Mais ces stades intermédiaires, précisément parce qu'ils sont produits par l'action de la segmentation sur quelques-unes seulement des parties du blastoderme, ne peuvent pas être légitimement considérés comme des stades de la segmentation : ce sont tout au plus des étapes entre deux stades successifs.

Je suivrai donc dans ma description les stades d'après la définition que je viens d'en donner et qui paraîtra encore plus rationnelle et plus légitime dans la suite.

*Premier stade.* — Après la conjugaison des pronuclei, le disque germinatif est de forme ronde ou ovale, et le premier noyau de segmentation occupe dans son étendue une position très légèrement excentrique (fig. 10). Autour de ce noyau, les granulations protoplasmiques sont rangées en files rayonnantes. Lorsque la segmentation va commencer, aux deux extrémités d'un diamètre du noyau, qui est précisément parallèle au grand axe du disque germinatif lorsque ce dernier a une forme ovale, on voit apparaître des rayons protoplasmiques bien marqués. Puis les points où ces rayons convergent s'éloignent l'un de l'autre, et il se forme une sorte d'ovoïde clair, au milieu duquel se trouve le noyau un peu déformé, mais encore pourvu de sa membrane chromatique. La figure 23, montre quelque chose de tout à fait comparable à l'aspect que présente alors le premier noyau de segmentation. Un peu plus tard l'ovoïde nucléaire s'est transformé en un fuseau à l'équateur duquel la matière chromatique du noyau forme un disque, et qui présente à chacune de ses pointes un aster protoplasmique. Bientôt la plaque équatoriale

(1) *Unters. über d. Entw.* (Tableau de la segmentation, p. 606).

toriale du fuseau se divise en deux zones qui se dirigent chacune vers une des pointes du fuseau, les noyaux fils se forment par un procédé que j'exposerai plus loin, et il apparaît dans le protoplasma une ligne claire coïncidant avec le plan équatorial du fuseau, et qui indique la place du premier sillon de segmentation. Lorsque les deux noyaux nouvellement formés ont atteint à peu près leur taille et leur place définitives, on voit à la place de la ligne claire ci-dessus, un sillon qui divise le disque germinatif en deux parties égales (fig. 12). Dans toute la portion centrale du disque, les deux lèvres de ce sillon sont étroitement accolées l'une à l'autre, de sorte qu'il forme une incisure linéaire; mais aux deux extrémités les deux lèvres s'écartent, et le sillon se continue comme une large gouttière sur une partie de la zone périphérique hyaline. La formation du sillon est due à des modifications du protoplasma, qui se traduisent par l'apparition de la ligne claire dont j'ai parlé, avant celle du sillon lui-même. Après que ce dernier est formé, chaque segment est limité du côté du sillon, par un trait sombre très fin doublé en dedans d'une couche hyaline, formant une sorte d'écorce; cette couche claire est une différenciation externe du protoplasma, un ectoplasma qui revêt la périphérie des sphères de segmentation, lesquelles ne possèdent jamais de membrane propre. Le premier sillon n'entame toute l'épaisseur du protoplasma que dans l'étendue du disque granuleux, au delà de ce dernier il se continue comme une gouttière, de sorte que les deux segments sont séparés l'un de l'autre seulement dans leur portion centrale granuleuse, dans laquelle est situé leur noyau, et sont continus par leur périphérie avec le reste du vitellus formatif et entre eux. Comme la segmentation n'agit efficacement que sur la partie épaissie, granuleuse du vitellus formatif, c'est-à-dire sur le disque germinatif, on peut donner comme limite périphérique aux segments le bord de ce disque; mais il faut se souvenir que cette limite est variable et recule sans cesse par l'apport de nouvelle substance granuleuse, et qu'il y a continuité parfaite entre l'aire granuleuse et la zone hyaline.

Chacun des deux segments a la forme d'un demi-cercle ou d'un ovale allongé dans le sens du premier sillon. Le noyau en occupe non pas le centre même, mais un point situé un peu au-dessous de ce centre, et en dedans de lui, c'est-à-dire plus rapproché du premier sillon. Cette position du noyau a une importance qui ressortira lorsque je parlerai plus tard des phénomènes intimes de la segmentation, aussi je l'ai contrôlée avec soin et, en prenant des mesures micrométriques, je l'ai toujours vérifiée. A l'état de repos les noyaux présentent une forme arrondie, ils n'ont pas d'autre membrane d'enveloppe qu'une fine couche de chromatine. Leur contenu, clair, est semé de nombreux grains de grosseur variable, quelquefois il renferme un ou deux grains chromatiques plus volumineux, mais jamais de véritable nucléole, ainsi que l'a déjà dit Ussow. Cette absence de nucléole dans les noyaux de segmentation ne se rencontre pas seulement chez les Céphalopodes, mais elle a été vue aussi ailleurs.

Pour terminer ce qui a trait au premier stade, je ferai remarquer que le premier sillon présente avec les vésicules directrices exactement les mêmes rapports que la ligne d'union des deux pronuclei présentait avec ces dernières. En effet comme on le voit figures 12, 13 et figure 16, les vésicules directrices se trouvent un peu en dehors du premier sillon, tantôt à droite (fig. 13, 16), tantôt à gauche (fig. 12), ou bien elles sont placées sur le trajet même de ce sillon. J'ai comparé trente préparations présentant les pronuclei en voie de conjugaison, avec vingt préparations de blastodermes à deux et à quatre segments, présentant encore les vésicules directrices, et, dans tous les cas, les relations des vésicules directrices avec le premier sillon de segmentation correspondaient parfaitement avec celles que ces vésicules montraient avec la direction des pronuclei. On peut donc dire que la direction du premier sillon de segmentation coïncide avec la direction des pronuclei marchant à la rencontre l'un de l'autre. Il y a peu de temps, Wilh. Roux (*Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. in Archiv. für Mikrosk.*,

1887) a démontré que, chez la Grenouille, le premier sillon de segmentation coïncide avec la ligne de copulation des pronuclei.

La Seiche présente un cas très net où le premier sillon de segmentation ne passe pas toujours par les globules polaires, et même où il semble assez indépendant de ces derniers, car ses relations avec eux sont très variables. J'indiquerai en même temps que les globules polaires n'occupent pas le pôle de l'œuf en voie de segmentation. En effet ils se trouvent assez éloignés du milieu du premier sillon, qui sera le point de convergence des divers sillons méridiens, et par conséquent le pôle de segmentation. En un mot chez la Seiche les globules polaires ne sont ni polaires ni directeurs ; je leur ai conservé ces noms parce qu'ils sont usités partout.

*Deuxième stade.* — En examinant un blastoderme à deux segments sur le point de subir une nouvelle segmentation, tel que celui représenté figure 13, on voit que les fuseaux formés par les deux noyaux sont obliques par rapport au premier sillon, la pointe supérieure de chaque fuseau étant plus éloignée de ce sillon que ne l'est la pointe inférieure. Il en résulte, une fois la division achevée, que les seconds sillons de segmentation, qui passent par les plans équatoriaux de ces fuseaux, sont très légèrement inclinés sur le premier sillon, et déterminent ainsi la formation de quatre segments inégaux, deux plus grands et deux plus petits. De chaque côté du premier sillon il y a un grand et un petit segment, de sorte que le blastoderme est symétrique par rapport à un axe qui est précisément le premier sillon de segmentation.

On peut rechercher les relations qu'il y a entre les axes de l'œuf et l'axe du blastoderme, et l'on voit que ces relations sont extrêmement variables, et indiquent que la segmentation est absolument indépendante des axes de l'œuf.

On sait depuis Kölliker que le disque germinatif est situé non tout à fait à la pointe de l'œuf, mais sur le côté, assez au-dessous de cette pointe. Le premier sillon de segmentation, c'est-à-dire l'axe du blastoderme, est en général dirigé dans

le sens d'un méridien de l'œuf; cependant il coïncide rarement avec un méridien, bien plus souvent il est dirigé plus ou moins obliquement par rapport à un méridien, et même il peut être situé sur un cercle de latitude, c'est-à-dire transversalement par rapport au grand axe de l'œuf. En raison de cette indépendance entre l'axe de l'œuf et celui du blastoderme, on peut considérer ce dernier isolément et lui donner une orientation qui, bien entendu, ne s'applique qu'à lui seul, et n'a pas de rapport avec les axes de l'œuf. Je désignerai l'axe du blastoderme par les lettres  $\alpha$   $\alpha'$ , et je le considérerai comme dirigé de haut en bas, les vésicules directrices se trouvant placées en haut. Par conséquent les grands segments occupent la partie que l'on peut appeler antérieure ou supérieure, les petits segments se trouvent à la partie postérieure ou inférieure.

L'étendue du disque germinatif s'est accrue, une nouvelle quantité de substance granuleuse est venue se grouper autour de celle qui existait déjà, de sorte que les vésicules directrices qui, au premier stade, occupaient la périphérie du disque germinatif, sont maintenant reportées assez en avant dans ce dernier. En même temps, les sillons se sont allongés de manière à diviser toujours toute l'étendue du disque granuleux, au delà duquel ils se prolongent dans la zone périphérique sous la forme d'une gouttière, ou d'un sillon large et peu profond. Les noyaux occupent dans les segments une disposition qui se déduit de la direction des fuseaux qui les ont précédés, c'est-à-dire que ceux des segments supérieurs sont plus éloignés du premier sillon que ceux des segments inférieurs; en d'autres termes, ils occupent les sommets d'un trapèze dont la grande base est tournée en haut. La figure 16, dispense d'ailleurs d'une plus longue description.

*Troisième stade.* — Au troisième stade, chacun des segments supérieurs est partagé en deux parties presque égales par un sillon  $\gamma$  qui tombe obliquement sur le second sillon, assez loin du point où ce dernier coupe l'axe du blastoderme; chacun des segments inférieurs est, au contraire, divisé d'une

manière très inégale par un sillon  $\gamma$  parallèle à l'axe du blastoderme et assez rapproché de lui. A la suite de ces divisions, le blastoderme prend un aspect très remarquable : il se compose de six segments supérieurs et latéraux triangulaires, larges, presque égaux entre eux, et de deux segments inférieurs étroits, rectangulaires (fig. 17). La division des segments supérieurs d'un blastoderme à quatre segments commence un peu avant celle des segments inférieurs, mais la différence est si minime que l'on peut dire que la division est encore simultanée. L'accroissement du disque germinatif continue, mais la substance granuleuse nouvelle se groupe principalement de chaque côté des sillons, et reste en moins grande quantité vers le milieu des segments, qui par conséquent sont limités du côté de la zone hyaline par une ligne concave.

Dans les blastodermes à huit segments, les vésicules directrices ont généralement disparu. A partir de ce moment, il se produit une légère rétraction des segments, lorsqu'on traite les blastodermes par l'alcool, rétraction qui amène la formation d'une lacune au point de convergence des segments au centre du blastoderme. Cette lacune est donc absolument artificielle ; on ne la constate jamais sur le frais. Lorsque la segmentation est plus avancée, et que, par suite, les éléments de segmentation sont plus petits, la rétraction produite par l'alcool étant moindre, cette disjonction des éléments ne se produit plus, comme on le voit dans les figures 32 et 33.

*Quatrième stade.* — Dans les blastodermes à huit segments, les divisions ne se font plus simultanément dans tous les segments à la fois ; les segments supérieurs subissent les premiers les modifications qui aboutissent à la division, puis ces modifications se produisent dans les segments latéraux successivement et en suivant une marche régulière. Ainsi, dans le blastoderme représenté figure 17, le segment supérieur et le segment latéral supérieur de chaque côté présentent leur noyau à l'état de fuseau ; le noyau du segment

latéral inférieur présente à ses pôles les premières indications de la formation du fuseau, le segment inférieur étroit a son noyau au repos. En suivant cet ordre, les segments supérieurs et les deux segments latéraux de chaque côté se divisent longitudinalement par des sillons  $\delta$ , de façon que chacun d'eux forme deux segments inégaux, l'un plus étroit et plus allongé, l'autre un peu plus court et plus large. Cette différence entre les nouveaux segments se voit très bien sur la figure 18, et je la signale parce qu'elle ne sera pas sans influence sur la suite de la segmentation. La division des segments supérieurs et des segments latéraux s'achève avant celles des segments inférieurs étroits. Il en résulte que l'on trouve des blastodermes à quatorze segments, mais cet état dure peu, et bientôt les segments étroits se divisent à leur tour. Leur division présente une particularité importante. Jusqu'ici les sillons étaient méridiens, c'est-à-dire convergeaient autour du centre du blastoderme comme autant de rayons, de telle façon qu'ils divisaient la plaque germinative en languettes triangulaires, séparées les unes des autres à leur pointe, mais continues à leur base avec la masse restée indivise du vitellus formatif, et entre elles. La division de chaque segment étroit se fait au contraire par un sillon équatorial, qui coupe les deux côtés parallèles de ce segment et détache sa portion centrale sous forme d'un élément parfaitement limité de tous côtés, qui prend place au centre du blastoderme. Dès lors, on peut distinguer dans ce dernier deux sortes d'éléments : les uns, les derniers produits, limités de tous côtés et parfaitement individualisés, correspondent aux sphères de segmentation, et je les appellerai comme ces dernières *blastomères* ; les autres, que nous avons jusqu'ici nommés segments, ne jouissent pas d'une individualité bien marquée, leurs limites n'étant pas fixées du côté de la périphérie du blastoderme, et variant sans cesse sous l'influence, d'un côté de l'accroissement dont ils sont le siège à leur base, d'un autre côté des troncatures répétées que subira leur sommet ; je les appellerai désormais *blastocoques*. De prime

abord, il peut paraître peu convenable de substituer le mot nouveau de blastocone à celui de segment que tous les auteurs ont employé jusqu'ici pour désigner ces éléments; cependant je ferai remarquer que le mot de segment, s'il peut être employé correctement pour les premiers stades, devient très impropre à la fin de la segmentation, car alors les prétendus segments ne sont point séparés les uns des autres par des incisures faites dans le protoplasma, comme ils le sont au début, mais ne sont que des accumulations de protoplasma granuleux, pourvues d'un noyau et disposées régulièrement dans l'épaisseur de la lame hyaline, qui est parfaitement continue entre eux; ce ne sont donc plus à ce moment des segments, mais bien des corps nouveaux sur lesquels je reviendrai plus amplement en temps et lieu. Pour le moment, j'ai voulu chercher à justifier un terme dont l'utilité se verra peut-être mieux dans la suite; toutefois, pour les premiers stades, on peut employer le terme de segment concurremment avec celui de blastocone.

Lorsque la division des deux segments inférieurs étroits est achevée, le quatrième stade est accompli, et le blastoderme comprend en tout seize éléments répartis en deux blastomères et quatorze blastocones. La figure 18, représente un tel blastoderme avec tous ses noyaux en repos.

*Cinquième stade.* — Au cinquième stade, la segmentation se continue en suivant toujours le même ordre, c'est-à-dire en commençant par les segments supérieurs et en continuant régulièrement, de telle façon que les éléments du groupe inférieur (les deux blastomères et les deux blastocones étroits) ne se divisent qu'après que tous les autres se sont divisés. Pour suivre facilement l'ordre des divisions, numérotions les segments d'un blastoderme du stade précédent, en commençant par en haut : il y a de chaque côté sept segments ou blastocones, le septième correspondant au blastocone inférieur étroit. La segmentation procède de la façon suivante : le premier blastocone se divise en travers, donnant un blastomère et un blastocone; le second se divise en long, donnant

deux blastocones ; le troisième se divise en long ; le quatrième en travers ; le cinquième en travers ; le sixième en long. Tous les sillons du stade V sont désignés par la lettre  $\epsilon$ . Mais les blastocones 1 et 2 d'un blastoderme au quatrième stade, proviennent de la division du blastocone 1, d'un blastoderme au troisième stade ; 3 et 4 du blastocone 2 ; 5 et 6 du blastocone 3 d'un même blastoderme. On voit donc que chaque groupe de deux blastocones nés d'un segment préexistant se comporte de la même façon, l'un de ces blastocones se divisant en long et l'autre en travers, de sorte que chaque groupe donne, après la segmentation, trois blastocones et un blastomère.

Les divisions que je viens d'indiquer s'effectuent avant que le blastocone inférieur étroit et le blastomère correspondant se soient divisés. Lorsqu'elles sont achevées, on a un blastoderme avec huit blastomères et vingt blastocones (fig. 19). Parmi les huit blastomères, les six nouvellement formés se distinguent aisément par leur taille des deux autres qui ont été produits au stade précédent, et cette différence de taille s'explique par leur production aux dépens des sommets de blastocones beaucoup plus larges que ne l'étaient les blastocones inférieurs ; mais en dehors de la grandeur, il n'y a aucune différence entre les grands blastomères, qui proviennent des blastocones supérieurs et latéraux, et les petits blastomères qui proviennent des blastocones inférieurs.

Pour que le cinquième stade soit achevé, il reste encore aux blastocones étroits et aux petits blastomères à se diviser. Les deux petits blastomères se dédoublent et les blastocones se divisent en travers, de sorte que, le cinquième stade accompli, le blastoderme renferme douze blastomères et vingt blastocones, soit trente-deux éléments (fig. 25).

On voit que chaque blastocone inférieur étroit d'un blastoderme au troisième stade aura donné trois blastomères et un blastocone, tandis que les autres blastocones du même blastoderme ont produit trois blastocones et un blastomère. Cette inversion à la règle générale tient seulement à la formation précoce d'un blastomère par le blastocone étroit au quatrième

stade, mais elle n'implique pas une différence radicale entre les blastocones étroits et les autres, car les huit blastocones que l'on trouve au troisième stade, ont tous produit par leur division des blastocones et des blastomères, et aucun d'eux ne s'est divisé un plus grand nombre de fois que les autres. On verra en outre, par la suite, que la précocité de la formation des blastomères par les blastocones étroits au quatrième stade peut s'expliquer par la forme même de ces segments, et qu'elle ne dépend pas d'une valeur morphologique spéciale des blastocones étroits. On peut donc considérer les huit segments d'un blastoderme au troisième stade comme morphologiquement égaux entre eux. Il importait de faire ressortir cette équivalence morphologique des différents segments inégaux en grandeur d'un blastoderme au troisième stade, parce que l'on a attribué à l'inégalité de ces segments une importance bien au delà de sa valeur. Lorsque Ussow (1), par exemple, compare l'inégalité de forme que présentent les huit premiers segments du blastoderme des Céphalopodes, à l'inégalité que l'on observe dans la segmentation des autres Mollusques, il commet une grosse erreur. En effet, chez les Mollusques auxquels il fait allusion, la différence de volume des sphères de segmentation est liée à une différence considérable dans la valeur morphologique de ces sphères, puisque les sphères de même taille se groupent pour former un même feuillet fondamental, les petites formant l'ectoderme, les grosses l'entoderme. Or, dans le blastoderme à huit divisions d'une Seiche peut-on opposer ainsi un ou plusieurs segments aux autres, et les regarder comme constituant un groupe spécial, équivalent au groupe des micromères ou au groupe des macromères,

(1) *Unters. üb. d. Entw. d. Ceph.*, p. 592. Ussow n'exprime pas très clairement comment il comprend la comparaison entre la segmentation des Céphalopodes et celle des Gastéropodes. Après avoir dit que la segmentation est irrégulière à partir du troisième stade, il ajoute en note : « Le présent travail ayant été écrit avant l'apparition des beaux travaux de Fol, Bobretzky, Ray-Lankester, etc., sur le développement des Mollusques, je ne pouvais donc pas savoir que ce stade, aussi bien que les suivants, fût, sauf quelques modifications, caractéristique pour tous les représentants du type des Mollusques. »

et chargé de produire, comme chacun de ces derniers, un feuillet distinct? En aucune façon. Tous les segments se comportent de même, et engendrent tous des blastocones et des blastomères. Ce n'est donc pas dans l'inégalité des premiers segments des Céphalopodes qu'il faut chercher un point de comparaison avec la segmentation inégale des autres Mollusques; j'essayerai de montrer plus loin comment on peut relier ces deux formes de segmentation, mais auparavant il faut d'abord finir l'étude de la segmentation.

Le cinquième stade accompli, le blastoderme présente trente-deux éléments dont douze blastomères et vingt blastocones. Les six blastomères qui proviennent des blastocones inférieurs ne se distinguent des autres que par leur taille (fig. 25).

Avant d'aller plus loin, il est bon de faire un certain nombre de remarques qui sont suggérées par l'étude des stades précédents, et qui permettront d'exposer plus facilement la suite. Nous avons vu que les blastomères peuvent être considérés comme les sommets des blastocones détachés par un sillon équatorial; mais ce sillon équatorial présente ici cette particularité très remarquable de ne pas s'étendre sur tout le blastoderme, et d'être limité seulement à quelques éléments de ce dernier. Ainsi au stade IV on voit un sillon équatorial apparaître seulement sur les blastocones inférieurs étroits, au stade V un sillon équatorial apparaît sur les blastocones 1, 4, 5, 7 de chaque côté, or il est très remarquable que ce sont là les blastocones les plus étroits que présente le blastoderme; les autres blastocones, plus larges, se divisent en deux par un sillon méridien. Il semble donc qu'il y a dans la largeur des blastocones une limite telle, qu'au-dessus d'elle la division du blastocone est longitudinale, c'est-à-dire est obtenue par un sillon méridien, tandis qu'au-dessous de cette limite, la division est transversale et obtenue par conséquent par un sillon équatorial. En d'autres termes, chaque élément du blastoderme se comporte dans la segmentation comme s'il était seul, sans suivre aucu-

nement le mode de division de ses voisins, et la direction du sillon qui le divise semble donnée par la forme même qu'il présente : ainsi un élément allongé et étroit se divise d'ordinaire transversalement, sillon équatorial, un élément large et court se divise au contraire en long, sillon méridien. Les termes, transversal et longitudinal se rapportent aux éléments considérés avec la position réelle qu'ils occupent dans le blastoderme, la direction longitudinale correspondant à un méridien, la direction transversale à un cercle de latitude. Je reviendrai ultérieurement sur cette division, il suffit de l'avoir indiquée brièvement pour le moment. Il arrive souvent que la direction du plan de division est intermédiaire entre la position méridienne et la position équatoriale, c'est-à-dire est oblique, et alors tel blastocone, par exemple, qui devrait donner normalement deux blastocones nouveaux, en se divisant longitudinalement, donnera par un sillon oblique un blastocone et un blastomère, ce dernier présentant du côté périphérique du blastoderme un angle aigu, qui s'enclave dans la ligne des blastocones. C'est ce qui est arrivé dans le blastoderme figure 26, où le blastocone situé à gauche du sillon  $\alpha$ , au lieu de se comporter comme son homologue du côté droit, s'est divisé en un blastocone et un blastomère. Ce mode de division explique comment il se fait que très souvent le nombre des blastocones est impair, ce qui ne devrait jamais arriver si toutes les divisions étaient régulières. Naturellement, lorsque le nombre des blastocones est impair, celui des blastomères l'est aussi, parce qu'il y a en plus du nombre habituel un blastomère qui normalement aurait dû être un blastocone et le nombre total des éléments du blastoderme est toujours pair. Enfin il peut se produire des divisions anormales, c'est-à-dire qui ne peuvent pas se déduire d'après la règle ci-dessus de la forme extérieure des segments. Telle est la division en long d'un des blastocones inférieurs étroits, que j'ai assez souvent constatée, et qui est contraire à la règle ci-dessus. En tous cas, toutes ces variations ne font que confirmer ce que l'on sait depuis longtemps, à savoir que la segmentation

n'est qu'un cas particulier de la division cellulaire, puisque tous les éléments qui composent le blastoderme à un moment donné, se divisent comme le font les cellules, et obéissent dans leur division à des forces qui leur sont propres, et non à une sorte de loi générale qui s'appliquerait à tous les éléments du blastoderme à la fois.

Déjà à partir d'un blastoderme à trente-deux éléments, les blastomères se déplacent légèrement les uns sur les autres, de façon que l'axe du blastoderme qui était jusqu'alors une ligne droite, est décomposé en une ligne brisée; ainsi dans la figure 25 la portion supérieure de l'axe comprise entre les deux blastocones supérieurs est rejetée un peu à droite. Dans la même figure on voit que les blastocones et les blastomères supérieurs et latéraux sont en voie de division assez avancée, puisque leurs noyaux sont déjà transformés en fuseaux; au contraire les éléments inférieurs (blastomères et blastocones) ont encore leurs noyaux au repos.

*Sixième stade.* — Les divisions qui conduisent du stade V au suivant sont assez irrégulières, c'est-à-dire peuvent se faire dans les blastocones au moyen de sillons méridiens ou de sillons équatoriaux, sans que l'une ou l'autre de ces directions se montre plus fréquemment dans des blastocones déterminés. La règle générale (les divisions prévues par la figure 25 ne rentrent pas dans le cas le plus habituel) est que les blastocones 1 et 2 se divisent en long, 3, 4, 5 en travers, 6, 7 en long, 8, 9, 10 en travers, de sorte que de chaque côté il y a quatre blastocones qui se divisent en long, c'est-à-dire en formeront huit une fois leur division achevée, et six qui se divisent en travers, c'est-à-dire formeront six blastocones et six blastomères. Ainsi, la division des blastocones présents au stade V accomplie, il y aura de chaque côté du blastoderme quatorze blastocones et six blastomères. Si l'on ajoute les douze blastomères qui proviennent de la bipartition des six blastomères existant au stade V, on verra que, à la fin du stade VI, il y aura de chaque côté quatorze blastocones et dix-huit blastomères, soit trente-deux éléments, et par con-

séquent pour le blastoderme tout entier soixante-quatre éléments. La figure 26 représente un blastoderme très voisin du stade VI. Ce blastoderme renferme soixante éléments. Il a été produit par la bipartition de tous les blastocones et de tous les blastomères d'un blastoderme du stade précédent, moins quatre blastomères appartenant au groupe inférieur, qui ont encore à se diviser, ce qui portera le nombre total des éléments à soixante-quatre. De ces quatre blastomères, deux,  $\nu$ , sont à un état de division déjà assez avancée (fig. 26) et renferment deux petits noyaux; les deux autres,  $\mu$ , compris entre les deux premiers, sont plus en retard et présentent seulement le fuseau qui indique une division prochaine. Ces quatre blastomères font partie du groupe inférieur; au-dessous d'eux on trouve quatre blastomères  $\sigma$ , dont les noyaux, encore jeunes, indiquent qu'ils viennent seulement d'achever leur division; au groupe inférieur appartiennent encore les blastomères  $\pi$  et les blastocones étroits  $\pi$ .

On voit que le groupe inférieur a suivi dans ce stade la règle qui préside jusqu'alors à sa segmentation, il s'est comme toujours segmenté le dernier, et sa segmentation n'est pas encore achevée. De chaque côté du groupe inférieur, on voit quelques blastomères et deux blastocones dont les noyaux sont parfaitement arrondis, mais présentent déjà les signes d'une division prochaine (apparition des asters aux pôles); malheureusement, ces détails ne peuvent pas être figurés au grossissement employé pour le dessin. En remontant davantage de chaque côté, on voit les noyaux déformés et aplatis, par conséquent dans un état très voisin de la formation du fuseau. Enfin plus en dessus, dans la partie supérieure du blastoderme, la formation des fuseaux est achevée partout, et même dans certains cas, la plaque équatoriale du fuseau est déjà dédoublée. Ainsi ce blastoderme confirme parfaitement la marche que j'ai attribuée jusqu'ici à la segmentation, les blastomères et les blastocones inférieurs se divisant chez lui comme toujours, les derniers. En outre, avant que la segmentation soit totalement achevée dans le groupe inférieur, les noyaux des éléments

supérieurs ont déjà commencé leurs transformations. Dans ce blastoderme le nombre des blastocones est de vingt-sept, au lieu de vingt-huit qui est le nombre normal; cela tient à ce que le sillon *s*, qui aurait dû être longitudinal, est oblique, de sorte qu'au lieu de déterminer la formation de deux blastocones, il a formé un blastocone et un blastomère. Le déplacement des blastomères que j'ai déjà signalé au stade précédent est maintenant bien plus accusé. Le premier sillon qui constitue l'axe du blastoderme ne forme plus une ligne droite comme auparavant, mais une ligne brisée, qui part du point  $\alpha$  en haut, à droite du blastocone supérieur présentant le sillon oblique *s*, passe entre les deux grands blastomères, puis entre les deux blastomères du groupe inférieur dont le noyau est transformé en fuseau, et se continue au-dessous de ces derniers, en venant finir entre les deux blastocones inférieurs.

A cause des variations que j'ai signalées plus haut, dans la direction des sillons de segmentation, si le nombre total des éléments du blastoderme est toujours constant et double de celui du stade précédent, le nombre des blastocones et celui des blastomères, considérés à part, peuvent varier : nous venons de voir un cas où le nombre des blastocones était de vingt-sept et celui des blastomères (une fois toutes les divisions terminées) de trente-sept; dans d'autres cas, j'ai trouvé trente blastocones et trente-quatre blastomères; dans un autre cas encore, il y avait seulement vingt-quatre blastocones et quarante blastomères. Ces variations s'expliquent aisément, comme on l'a vu, par ce fait qu'un sillon peut être méridien dans un cas, et équatorial dans un autre cas : la première disposition conduisant à la formation de deux blastocones, la seconde aboutissant à la production d'un blastocone et d'un blastomère.

Les blastomères forment une sorte de disque central que les blastocones entourent complètement. Ils ne sont pas tous égaux de taille, ce qui tient à ce que les uns proviennent de la division des grands blastomères supérieurs, tandis que les autres sont produits par la division des petits blastomères du

groupe inférieur; mais, à part cette différence de taille, ils n'en présentent aucune autre, dans leur structure, ni dans leur manière de se comporter vis-à-vis des réactifs, contrairement à ce que certains auteurs ont pensé.

*Septième stade.* — La figure 26 nous fait prévoir que la plupart des éléments du blastoderme, c'est-à-dire tous ceux qui occupent les parties supérieure et latérale, se seront divisés avant les éléments du groupe inférieur. Le blastoderme (fig. 32) représente précisément un cas où tous les blastocones et les blastomères, moins ceux du groupe inférieur, se sont divisés. En effet, ce blastoderme comprend cent douze éléments, qui se décomposent ainsi : deux blastocones et quatorze blastomères, soit seize éléments représentant le groupe inférieur, non encore divisé : puis quatre-vingt-seize éléments qui ont été formés par le dédoublement des quarante-huit qui, avec les seize du groupe inférieur, constituaient les soixante-quatre éléments du sixième stade.

Le groupe inférieur est très facile à reconnaître. Les deux blastocones inférieurs qui font partie de ce groupe se retrouvent tout de suite; ils sont les seuls qui présentent leur noyau à l'état de fuseau  $\pi$ . Au-dessus d'eux, les deux blastomères  $\pi$  les plus inférieurs du groupe sont au même état de division, c'est-à-dire présentent également un fuseau. Plus en dessus, on voit quatre blastomères  $\sigma$  dont le noyau clair et volumineux présente à ses pôles les taches polaires, indice, comme on le verra plus tard, de la formation prochaine du fuseau; ces quatre blastomères correspondent à ceux du blastoderme représenté figure 26, dont les noyaux jeunes sont encore de petite taille et qui sont désignés par la lettre  $\sigma$ . Les quatre derniers blastomères du groupe inférieur qui, dans le blastoderme (fig. 26), n'avaient pas encore achevé leur division, sont représentés ici par les huit blastomères disposés en deux files superposés indiqués par les lettres  $\mu$  et  $\nu$ . Lorsque les seize éléments du groupe inférieur auront accompli les divisions qui s'indiquent déjà dans la plupart d'entre eux, le nombre des éléments de tout le blastoderme sera augmenté

de seize et montera par conséquent de cent douze à cent vingt-huit. Le septième stade sera alors achevé. Le blastoderme que nous venons d'étudier confirme encore ce que j'ai dit sur l'ordre et la marche de la segmentation, et il correspond bien avec ce que fait prévoir le blastoderme (fig. 26). En effet, dans ce dernier, la segmentation du groupe inférieur est presque achevée, et déjà les noyaux des éléments supérieurs et latéraux sont à l'état de fuseaux; dans le blastoderme (fig. 32), ces derniers noyaux sont encore à l'état de repos, mais en même temps la segmentation du groupe inférieur est à peine commencée.

Les blastomères forment un disque central entouré, comme auparavant, par les blastocones; mais la ligne de contour de ce disque n'est pas absolument régulière, comme elle le serait si elle avait été formée par un sillon équatorial régulier, et portant sur tous les blastocones; plusieurs blastocones enfoncent leur sommet entre les blastomères et prennent en quelque sorte place parmi ces derniers. Cela se voit surtout pour les deux blastocones étroits  $\pi$ .

Les blastocones présentent en outre une disposition intéressante. On se rappelle que les sillons méridiens, arrivés à une certaine distance du centre du blastoderme, s'élargissent et se terminent en une espèce de large gouttière. Jusqu'ici, les blastocones étaient limités entre eux par la portion linéaire des sillons, et, par conséquent, étaient étroitement serrés les uns contre les autres. Maintenant ils atteignent, par l'accroissement continu de leur base, le point où les sillons s'élargissent, et alors s'établissent entre eux des intervalles tels que ceux que l'on voit en *in*, qui représentent précisément l'écartement des lèvres des sillons. Dès lors les blastocones ne sont plus contigus entre eux, mais en quelque sorte disloqués. La dislocation des blastocones commence seulement au septième stade; plus tard, elle est poussée beaucoup plus loin; en tout cas on peut déjà remarquer, à ce stade, qu'elle crée des conditions nouvelles et spéciales pour les blastocones. En effet, comme la partie élargie des sillons est une

simple gouttière creusée dans le protoplasma, mais ne le divisant pas sur toute son épaisseur, il en résulte que les blastocones qui occupent les bords de cette gouttière ne sont point séparés les uns des autres latéralement par une solution de continuité faite dans le protoplasma, mais peuvent être considérés, à partir de ce moment, comme de simples épaisissements localisés d'une lame protoplasmique continue.

Au delà du septième stade, il m'a été impossible de suivre régulièrement la segmentation comme je l'avais fait jusqu'alors; tout ce que je puis dire, c'est qu'elle se continue encore pendant un certain temps, et que le nombre des éléments du blastoderme augmente encore avant la fin de la segmentation. Le blastoderme (fig. 33) est assez voisin de la fin de la segmentation; on peut lui considérer deux parties: 1° un disque central composé de blastomères et 2° une zone périphérique occupée par les blastocones. Le disque central renferme un grand nombre de blastomères (quatre cents environ) de forme et de grandeur très diverses. En général, les plus gros se trouvent à la périphérie; au centre, les blastomères sont plus petits, et les plus petits de tous forment deux petits groupes ( $n$ ,  $n$ ). Dans l'impossibilité de retrouver l'axe de ce blastoderme, je ne saurais rien dire d'absolu sur la position réelle de ces deux groupes; cependant il me semble qu'ils peuvent provenir des petits blastomères centraux du groupe inférieur qui, à la fin du septième stade, forment, comme on l'a vu, une sorte de bande étendue transversalement suivant la largeur du blastoderme. En effet, les deux groupes de petits blastomères du blastoderme que nous examinons forment, eux aussi, une bande assez large. Si cette hypothèse est exacte, il faut alors regarder cette bande comme transversale et, par conséquent, orienter le blastoderme comme il l'est dans le dessin.

La zone des blastocones est beaucoup plus importante à considérer. A la fin du septième stade, les blastocones commencent à s'écarter légèrement les uns des autres par l'écartement des lèvres des sillons qui les limitent latéralement;

dans la suite, l'accroissement du disque germinatif se faisant toujours comme précédemment par un apport continu de nouvelle substance granuleuse, cette dernière vient s'ajouter à la substance granuleuse des blastocones et prolonge ainsi ces derniers dans la même direction qu'ils avaient lorsqu'ils ont commencé à s'écarter les uns des autres. Il en résulte que, après quelques divisions transversales qui tronquent encore leurs sommets et les font rentrer dans le nombre des blastomères, les blastocones sont assez éloignés les uns des autres, et forment autour du disque central des rayons, comme on le voit dans le blastoderme (fig. 33). Chacun de ces blastocones est une masse de protoplasma granuleux, renfermant un noyau dans sa portion la plus épaisse, contiguë au disque central, et qui, vers la périphérie, va en s'amincissant de plus en plus pour se perdre dans la lame hyaline du protoplasma formatif. Sur les côtés, les blastocones passent également dans la lame hyaline qui est continue entre eux, mais leurs bords latéraux ne s'abaissent pas progressivement comme le fait le bord périphérique et, au contraire, se relèvent très nettement sur la membrane hyaline, bien que, je le répète, il n'y ait pas de solution de continuité entre le corps du blastocone et la lame hyaline. Le blastoderme représenté figure 33 est très voisin de la fin de la segmentation. En effet, les blastomères centraux du disque se divisent encore un certain nombre de fois en tendant à s'égaliser de plus en plus; puis on voit apparaître les premiers indices de la formation d'un feuillet profond, ce qui indique que la segmentation est achevée. A la fin de la segmentation, le blastoderme ressemble donc assez exactement à celui de la figure 33, à cela près qu'il renferme un plus grand nombre d'éléments; mais les dispositions essentielles des parties n'ont pas changé, la zone des blastocones n'offre aucune particularité nouvelle; quant au disque central, ses blastomères centraux ont pris un aspect plus régulier et plus uniforme, comme on peut le voir dans le fragment de blastoderme représenté figure 36. Les blastomères périphériques sont restés plus que toutes

volumineux et forment une zone (*zm*, fig. 36) assez nette, qui va jouer bientôt un rôle important, mais qui, pour le moment ne se distingue que par la dimension de ses éléments. Le blastoderme forme un strate unique, appliqué très exactement sur le vitellus nutritif. Il n'y a pas de cavité de segmentation. Le disque central formé par les blastomères mesure à peu près partout la même épaisseur, mais les bords du blastoderme diminuent peu à peu d'épaisseur.

Après cet exposé de la segmentation, je n'entrerai pas dans de longs détails historiques sur les travaux des divers naturalistes qui s'en sont occupés. Cet historique est déjà fait dans le travail d'Ussow; aussi je me contenterai d'examiner avec soin les recherches très importantes et très complètes de ce dernier auteur, et de comparer ses résultats aux miens (1). Mais auparavant je dois exprimer un doute. Ussow a-t-il étudié suffisamment la segmentation de la Seiche? Il dit que ses recherches ont été faites surtout sur le *Loligo* (*L. vulgaris* et *L. sagittata*) et toutes ses figures de segmentation se rapportent à ces animaux, mais il ajoute que chez tous les autres Céphalopodes, y compris la Seiche, bien entendu, la segmentation est la même que chez le *Loligo*. Or il m'est impossible de faire concorder mes descriptions avec les siennes, qui se rapprochent au contraire assez de celles de Bobretzky, lesquelles ont été faites sur le Calmar. Il ne peut être question d'une différence d'espèce dans les animaux que nous avons étudiés l'un et l'autre, car les recherches d'Ussow ont été faites comme les miennes à Messine. Il est donc plus probable que la segmentation de la Seiche présente quelques différences avec la segmentation du Calmar, telle que l'ont établie Ussow et Bobretzky, et qu'Ussow n'a pas remarqué ces différences. Elles sont d'ailleurs de peu d'importance, elles n'entraînent pas de dissemblance fondamentale dans le type de la segmentation, et elles s'expliquent probablement par l'influence que

(1) Le travail de Brooks : *The developpment of the Squid (Loligo Pealii)*, Boston, 1880, ne renferme rien de nouveau ni d'important sur la segmentation.

la forme des segments exerce sur leur mode de division.

Ussow a très bien observé la première segmentation, et la figure qu'il donne d'un blastoderme à ce stade (1) concorde parfaitement avec ce que j'ai vu moi-même. En effet dans cette figure le premier sillon ne rencontre pas les vésicules directrices, mais passe à une certaine distance de ces dernières. Quant au second sillon, Ussow déclare qu'il est perpendiculaire au premier, ce qui n'est pas exact ainsi que le montre la description précédente. Il ajoute qu'une fois les quatre premiers segments formés, — ces quatre segments sont pour lui égaux — les segments inférieurs se divisent les premiers, formant chacun un segment inférieur plus étroit et un segment latéral plus large, puis que les segments supérieurs se divisent à leur tour, et qu'alors le blastoderme comprend huit segments disposés comme le montre ma figure 17. Je suis bien d'accord avec Ussow quant à la disposition des huit segments, mais je ne puis admettre l'ordre d'apparition qu'il leur assigne en faisant commencer la division par le segment inférieur, ce qui est précisément le contraire de ce que j'ai observé non seulement à ce stade, mais pendant une période assez longue de la segmentation, c'est-à-dire jusqu'au stade VII inclusivement. Quoi qu'il en soit, il résulte des observations de Bobretzky, de celles d'Ussow et des miennes, qu'à un moment donné le blastoderme des Céphalopodes se compose de huit segments inégaux disposés comme dans ma figure 17. A partir de ce moment, les divergences entre les descriptions d'Ussow et les miennes s'accroissent. D'après Ussow, aussitôt après le stade à huit segments, les segments inférieurs étroits se divisent en travers en donnant deux petites cellules qui se placent au centre du blastoderme ; les pointes des segments supérieurs se détachent à leur tour en donnant deux nouvelles cellules qui s'ajoutent aux deux autres au centre du blastoderme, puis les deux segments latéraux de chaque côté se divisent longitudinalement, de sorte

(1) Наблюденія, pl. II, fig. 14.

ces divisions achevées on a un blastoderme composé de douze segments et de quatre cellules centrales, tandis que celui de la Seiche au même stade présentait quatorze segments et seulement deux cellules centrales (blastomères). N'ayant pas observé la segmentation de *Loligo*, je ne puis savoir si les choses se passent comme le décrit Ussow, mais comme les figures données par Bobretzky (1) pour ce stade concordent avec celles d'Ussow, je suis porté à croire exactes les données de ce dernier auteur. En même temps je suis obligé d'admettre qu'il y a une différence entre la segmentation du Calmar et celle de la Seiche, car pour ce dernier animal, mes observations portent sur un nombre de cas assez grand pour que mes descriptions ne soient pas fondées sur un accident. Je possède en effet vingt-sept blastodermes de Seiche se rapportant à différents états entre le stade III et le stade V, et tous, sans exception, présentent le mode de segmentation que j'ai décrit. Il y a donc une différence entre le blastoderme de la Seiche et celui du *Loligo* au stade IV. Cette différence consiste seulement en ce que le segment supérieur s'est divisé en travers chez le *Loligo*, tandis qu'il s'est divisé en long chez la Seiche. Après ce que nous avons vu sur la possibilité de variations assez grandes dans la direction des sillons, cette différence ne paraîtra pas avoir une valeur bien considérable.

Le stade à trente-deux éléments est figuré exactement par Ussow, ou du moins tel qu'on peut le prévoir d'après la constitution qu'il assigne au blastoderme au stade précédent, et la marche ordinaire de la segmentation. Pour le stade suivant Ussow admet qu'un sillon équatorial coupe les sommets de tous les segments (blastocoques) et forme dix-huit cellules nouvelles qui s'ajoutent aux quatorze cellules qui occupent déjà le centre du blastoderme. Je n'ai jamais observé chez la Seiche, à un stade aussi précoce, de sillon équatorial portant sur tous les segments à la fois.

(1) Comparez les figures 19 et 20 dans le texte d'Ussow (Наблюдения) avec les figures 2 et 3, planche I, de Bobretzky, Исследования о развитіи головоногихъ, Moscou, 1877.

A partir de ce moment, il devient difficile de suivre les descriptions d'Ussow. Il détermine les stades de segmentation d'une façon tout à fait arbitraire, et dont l'incorrection est frappante; par exemple je ne puis comprendre comment il peut y avoir un stade renfermant un nombre impair d'éléments et c'est le cas de son stade XI, dans lequel il y aurait d'après lui vingt-trois segments et cinquante-deux cellules, soit en tout soixante-quinze éléments (1). Il est évident que ce stade et le suivant, stade XII, à cent huit éléments, sont des intermédiaires entre mes stades VI et VII. L'erreur d'Ussow tient à ce qu'il n'a pas eu une notion exacte de la marche de la segmentation. Il n'a pas vu que tous les éléments du blastoderme participent à la segmentation, et il a cru au contraire que certains groupes de cellules se divisaient à l'exclusion des autres (2). D'ailleurs Ussow a décrit assez exactement la forme d'un blastoderme arrivé à la fin de la segmentation, comme on peut s'en convaincre par l'examen de ses figures.

En somme les descriptions d'Ussow présentent avec les miennes des différences qui peuvent tenir à deux causes : 1° à ce que la segmentation de la Seiche n'est pas absolument identique, quoi qu'en pense Ussow, à celle du Loligo. Si ces deux segmentations sont les mêmes, les descriptions d'Ussow sont toutes erronées; 2° à ce qu'Ussow a méconnu l'ordre et la régularité de la segmentation.

#### REMARQUES SUR LES PHÉNOMÈNES INTIMES DE LA SEGMENTATION

Après avoir exposé ci-dessus les résultats de la segmentation, je reviendrai sur quelques faits que j'ai pu constater dans la division des noyaux, et qui me paraissent devoir être signalés, comme fournissant quelque contribution à l'étude de ce phénomène, l'un des plus intéressants de l'histologie, et qui est en outre tout à fait d'actualité. Après l'action du liquide de Kleinenberg, les figures karyolitiques sont très visibles, et les

(1) Voy. *Untersuchungen*, Tableau de la segm., p. 606.

(2) *Unters.*, p. 598 et 599.

blastodermes de Seiche, par cela même que leurs différents segments ne se divisent pas en même temps, fournissent un excellent objet pour l'étude de ces figures, car on peut trouver dans un seul blastoderme des noyaux à tous les stades de division. J'exposerai tout d'abord le mode de formation des noyaux.

*Formation des noyaux.* — On sait que les noyaux se forment autour des fils chromatiques de chacune des deux plaques secondaires qui proviennent de la plaque équatoriale du fuseau divisée, lorsque ces plaques sont arrivées au voisinage des pointes de fuseau. La plupart des auteurs admettent qu'une certaine partie du protoplasma qui entoure ces plaques, est employée avec ces dernières pour former le noyau qui comprendrait ainsi, dès son apparition, deux parties différentes, l'une venue du noyau ancien, la substance chromatique, l'autre fournie par le protoplasma cellulaire. Chez la Seiche, les choses se passent autrement. Lorsque la plaque équatoriale du fuseau se divise, on voit de chaque côté se former les zones latérales au moyen des fils chromatiques qui composaient cette plaque. Tout à fait au début, ces fils sont disposés longitudinalement les uns à côté des autres sans se toucher, comme le sont les fils achromatiques du fuseau qui les supportent (fig. 28); mais, à mesure qu'ils avancent vers les pointes du fuseau, ils se resserrent les uns contre les autres suivant la convergence des fils achromatiques, et finissent par arriver tous au contact. A ce moment, un peu avant d'atteindre la pointe du fuseau, ils se gonflent légèrement et se fusionnent les uns avec les autres de manière à former une masse homogène ne renfermant aucune vacuole, aucune substance autre que la chromatine dont ils sont composés, et par conséquent colorée uniformément et d'une manière très intense. Le mode de formation de cette masse par coalescence des filaments se reconnaît aisément sur les figures 24 et 27. On voit en effet que le nouveau noyau forme comme un anneau plein qui occupe la place de la zone latérale des filaments. Du côté de la pointe du fuseau, et du côté de l'équateur, c'est-

à-dire sur chaque face de l'anneau, quelques-uns des fils chromatiques qui dépassent la masse commune, montrent d'une manière évidente que cette masse est formée par la fusion de la portion centrale de ces fils. Les bords de l'anneau plein qui représente le jeune noyau sont déjà à ce moment fortement convexes. Bientôt les prolongements formés par les fils chromatiques disparaissent, en rentrant à leur tour dans la masse commune qui prend la forme d'un ovale dont le grand axe est perpendiculaire au grand axe du fuseau. Ce corps ovale n'aura plus qu'à s'accroître et à subir quelques modifications dans son contenu pour réaliser la forme et la structure définitives des noyaux. Sa masse tout entière se compose de chromatine parfaitement homogène, et ne renfermant aucune vacuole ni aucune granulation. A sa périphérie il n'y a pas de véritable membrane propre, mais la substance chromatique est un peu condensée, de manière à former une pellicule nette. A ce moment le jeune noyau est formé exclusivement par la substance des fils chromatiques, qui arrivés au contact se sont fondus ensemble, de manière à ne plus laisser de trace de leur structure primitive. Ce mode de formation du noyau devait être signalé, car dans beaucoup d'autres cas, d'après divers auteurs, les choses ne se passent pas de même. Ainsi, il est assez fréquent de voir les filaments chromatiques se recourber et se souder les uns aux autres en entourant des espaces clairs pris dans le protoplasma voisin. Chez la Seiche cela ne se produit jamais, et la fusion des filaments se fait toujours comme on a vu.

Les jeunes noyaux s'accroissent peu à peu, et, simultanément, la substance chromatique dont ils sont formés devient plus claire. Après un certain temps on commence à distinguer dans leur intérieur quelques grains extrêmement fins qui paraissent comme une poussière. Avec l'éclaircissement du noyau, la pellicule de chromatine qui l'entoure, devient de plus en plus nette. Des grains plus volumineux apparaissent dans l'intérieur du noyau dont le contenu s'éclaircit de plus en plus, et quelquefois ces grains présentent une disposition

très remarquable, ils sont soudés à la paroi chromatique et disposés en lignes parallèles entre elles, en général perpendiculaires au grand axe du noyau qui, à ce moment, est de forme ovale (fig. 29). Ces lignes de granulations qui ne sont, en somme, que des épaisissements de la pellicule chromatique, ont précisément la même direction que les fils chromatiques qui ont formé le noyau. Les files parallèles de grains chromatiques se rencontrent dans les noyaux jeunes. Avec le temps, cette disposition s'efface et fait place à une disposition réticulée des grains chromatiques. Dans le plus grand nombre des cas, cette réticulation elle-même disparaît, et l'on trouve les grains chromatiques de tailles diverses, mais toujours assez petite, irrégulièrement disséminés dans le contenu clair du noyau. Ce dernier a alors toute sa taille, et il est venu se loger dans l'espace dépourvu de granulations protoplasmiques qui se montre maintenant à la place du centre des asters. Pendant toute la durée de la segmentation, je n'ai jamais constaté la présence de nucléoles. Les noyaux ne possèdent jamais d'autre membrane que la pellicule de chromatine que nous avons vue se former dès le début.

Il résulte de ce que l'on a vu, que chez la Seiche, les noyaux de segmentation ne renferment, au début, aucune partie venue du protoplasma cellulaire, puisque la masse de chromatine qui les constitue est bien limitée, et s'entoure de très bonne heure d'une couche condensée qui la sépare franchement du protoplasma. Plus tard, lorsque le noyau s'accroît, il est probable que son contenu clair lui est fourni par le protoplasma, et pénètre dans son intérieur après avoir traversé par endosmose la couche dense périphérique. Mais cet apport fourni par le protoplasma cellulaire au noyau, est tardif, et n'a lieu qu'après que le noyau est constitué dans sa forme, et individualisé par sa membrane chromatique. En outre, la substance ajoutée est une substance liquide, il n'entre jamais aucune partie quelconque solide et figurée du protoplasma dans le noyau. J'ai insisté là-dessus parce qu'on a souvent considéré comme entrant dans la constitution du noyau diverses forma-

tions (*taches polaires*) situées vers les pôles du fuseau, et qui auraient été englobées avec les zones chromatiques sous une même enveloppe, qui devenait la membrane du noyau. Je ne puis passer en revue ici les nombreuses opinions qui ont été émises sur la formation du noyau, je ne prétends pas non plus que ce que j'ai observé se rencontre ailleurs que chez la Seiche, je me contente de signaler ces faits aux personnes qui s'occupent plus spécialement de ces questions.

*Taches polaires.* — On a observé depuis longtemps déjà, c'est-à-dire dès les premières observations faites sur la karyokinèse, de petits amas d'une substance spéciale, très avide de matières colorantes, et qui occupent les pôles du fuseau nucléaire. Ce sont les *areal corpuscles* de Mark, les *Polarkörperchen* des auteurs allemands. Nous les désignerons sous le nom de *taches polaires*. Pour faire leur étude, prenons un noyau sur le point de se diviser.

Ce noyau présente l'aspect ordinaire des noyaux adultes (fig. 20 et 21) ; aux deux extrémités d'un de ses diamètres, *en dehors de sa membrane* on voit deux petits amas d'une substance homogène qui se colore fortement sous l'influence des réactifs. Chacun d'eux est le centre d'un aster protoplasmique en voie de formation. Les rayons de l'aster sont encore peu abondants et peu marqués ; comme dans tous les asters, les files de granulations n'arrivent pas jusqu'au centre de la figure, et dans cette place on trouve autour de la tache polaire une substance pâle, très finement granuleuse et d'apparence presque homogène. Un des premiers signes de la division est que les taches polaires s'écartent l'une de l'autre en suivant la direction prolongée du diamètre sur lequel elles se trouvaient. Le protoplasma périnucléaire suit leur mouvement et s'écarte un peu du noyau à ses deux pôles (fig. 22 et 23) de manière que le noyau se trouve finalement situé au milieu d'un espace clair ovoïde. Jusqu'alors le noyau est resté intact, et son contenu n'a pas changé beaucoup de volume. Lorsque la formation de l'ovoïde est achevée, le noyau se ratatine, sa membrane se plisse, et son contenu clair

semble disparaître en partie. Des taches polaires partent des fils qui s'étendent suivant le grand axe de l'ovoïde, en passant au-dessus du noyau qui se trouve enfermé au milieu d'eux. Ces fils ne sont autre chose que les fils achromatiques du fuseau, qui se constitue bientôt après l'achèvement de l'ovoïde. Je ne puis donner aucun détail particulier sur la manière dont se forme la plaque équatoriale du fuseau ; d'ailleurs je ne m'occuperai dès maintenant que des taches polaires. Ces dernières, tant qu'elles occupent les pôles de l'ovoïde, ont la forme de disques assez larges, pâles (fig. 23) ; lorsque le fuseau est formé, elles se contractent en de petites sphères plus colorées (en raison même de la concentration de leur substance) qui occupent les pointes du fuseau. A mesure que la division progresse, et lorsque les noyaux fils se forment, les taches polaires s'écartent de plus en plus l'une de l'autre. Finalement elles se trouvent assez loin derrière chacun des deux nouveaux noyaux, au milieu d'un espace clair qui occupe maintenant l'aster dont elles étaient le centre (fig. 24 et 27, 28, 31). Elles forment comme deux petites taches colorées, placées sur le prolongement de la direction des deux nouveaux noyaux, et leur aspect est si net et leur disposition si frappante, qu'on les reconnaît même à de faibles grossissements (fig. 19) dans les blastocones inférieurs étroits. Leur constitution a peu changé, cependant elles semblent s'être contractées encore, de manière qu'elles ont une coloration plus intense, leur contour est devenu irrégulier et déchiqueté, et elles se sont divisées de manière à former deux ou trois petits corpuscules groupés les uns à côté des autres. Ces petits corpuscules, qui représentent les taches polaires, se trouvent comme ces dernières dans le prolongement d'une ligne qui passerait par les centres des deux nouveaux noyaux. Les noyaux gagnent peu à peu l'espace clair dans lequel se trouvent les taches polaires, et se rapprochent ainsi de ces dernières, de sorte qu'à un moment donné on trouve les taches polaires presque au contact du noyau (fig. 30). Cette disposition a été remarquée par les auteurs qui ont étudié

dié la division des noyaux, mais la destinée ultérieure des taches polaires est restée indéterminée. Les uns ont pensé qu'elles entraient dans la constitution du noyau, les autres qu'elles disparaissaient; ni l'une ni l'autre de ces hypothèses ne se réalise chez la Seiche. En effet, lorsque les deux ou trois corpuscules qui représentent la tache polaire sont arrivés au contact du noyau, ils se partagent en deux groupes, formant deux petits amas (fig. 14 et 15) qui tendent à s'éloigner l'un de l'autre en glissant à la surface du noyau avec lequel ils gardent toujours le contact. Ces deux amas parcourent ainsi à la surface du noyau deux routes opposées, ils s'écartent de plus en plus l'un de l'autre, et arrivent finalement à se placer aux deux extrémités d'un diamètre du noyau, où ils constituent deux taches polaires qui seront le point de départ d'une nouvelle division. Les figures 14, 15 et 20, montrent trois stades successifs de cette migration. Lorsqu'elle est accomplie, c'est-à-dire lorsque les corpuscules formés par l'ancienne tache polaire se sont placés aux deux pôles d'un diamètre du noyau, il arrive souvent que la division du noyau commence aussitôt (fig. 22), les deux fragments diamétralement opposés de l'ancienne tache polaire remplissant à leur tour le rôle des taches polaires. Cela est très facile à constater dans les blastomères du groupe inférieur qui sont à des stades de division très voisins, les uns avec les taches polaires en voie de migration, les autres au début de leur division. Mais il y a des cas où, après que les deux fragments de la tache polaire sont arrivés aux deux pôles d'un diamètre nucléaire, on les perd de vue. Le noyau reste quelque temps au repos, sans qu'on puisse distinguer autour de lui rien qui rappelle les taches polaires, puis des taches apparaissent de nouveau et la division recommence. Les taches polaires pâles (fig. 21) paraissent se former aussi de nouveau.

L'observation ci-dessus que j'ai répétée un grand nombre de fois me paraît donc démontrer que les taches polaires *peuvent* provenir de taches polaires préexistantes. Cela est contraire à l'opinion qui considère les taches polaires comme se formant de

toutes pièces, au moment de la division, par le mélange d'une substance venue du noyau avec une autre substance fournie par le protoplasma. Malheureusement je ne puis donner aucun renseignement sur l'apparition des premières taches polaires autour du premier noyau de segmentation. L'importance des taches polaires dans la division ne peut échapper à personne, en effet elles sont à la fois le centre de la formation des fils achromatiques, c'est-à-dire de la division du noyau, et le centre de la formation des asters, c'est-à-dire de la division du protoplasma (on sait que la division du protoplasma se fait suivant le plan d'intersection des rayons des asters). Les taches polaires sont bien évidemment le centre de ces deux mouvements, puisque d'une part les fils achromatiques se produisent toujours après leur formation et à partir d'elles, et que d'autre part elles précèdent la formation des asters, car il est incontestable, dans le cas où elles proviennent de celles qui existaient lors de la division précédente, qu'elles se montrent avec tous leurs caractères avant l'apparition des asters. Les taches polaires ne sont donc pas produites par une substance particulière qui s'accumulerait au centre des asters, ensuite de la formation de ces derniers, mais elles préexistent aux asters eux-mêmes.

REMARQUES SUR LES RELATIONS QUI EXISTENT ENTRE LA FORME  
DES ÉLÉMENTS ET LE PLAN DE LEUR DIVISION

On a vu que les blastocones se divisent longitudinalement ou transversalement suivant qu'ils sont larges et courts ou bien étroits et allongés. Cela indique déjà que leur forme exerce une grande influence sur leur division.

Nous laisserons pour l'examiner ensuite la première segmentation, dans laquelle le plan de division montre des relations spéciales avec les pronuclei, et nous examinerons immédiatement ce qui se passe au début de la seconde segmentation. Le fuseau nucléaire qui se forme alors dans chacun des deux premiers segments, est oblique par rapport au grand axe de

ces segments (fig 13), de telle façon que le sillon de segmentation qui passe par le plan équatorial du fuseau sera lui-même oblique sur le premier sillon, au lieu de lui être perpendiculaire, comme cela se rencontre communément dans la segmentation d'autres animaux. D'où vient cette obliquité du fuseau? J'ai déjà fait remarquer que le noyau n'occupe pas exactement le centre du segment, mais se trouve situé un peu au-dessous et en dedans de lui (plus près du premier sillon). Par conséquent le protoplasma est réparti autour du noyau d'une manière inégale, et se trouve en plus grande quantité au-dessus et en dehors du noyau qu'au-dessous et en dedans de lui. Or la pointe supérieure du fuseau est dirigée vers le centre de la masse protoplasmique prépondérante, en dehors et au-dessus du noyau; il semble donc que la distribution du protoplasma règle la direction du fuseau. La même chose s'observe au stade suivant. Examinons séparément chaque segment d'une moitié du blastoderme (fig. 16). Dans le segment supérieur le noyau est plus rapproché du bord inférieur horizontal (second sillon) que du bord vertical (premier sillon), et par conséquent la portion prépondérante du protoplasma est, dans ce cas, celle qui est comprise entre le noyau et le premier sillon. C'est aussi dans ce sens que se dirigera l'axe du fuseau, lequel sera disposé non pas exactement suivant la plus grande largeur du segment, mais un peu plus horizontalement, la pointe du fuseau qui regarde le premier sillon étant légèrement abaissée, et le plan de division tombera sur le second sillon. Quant au segment inférieur, sa portion protoplasmique prépondérante est située en dedans du noyau, entre ce dernier et le premier sillon, et à peu près à la même hauteur que le noyau, ce qui tient à la forme étroite du segment. Par suite le fuseau est à peu près perpendiculaire au premier sillon, d'où il s'ensuit que le sillon qui lui succède est presque parallèle au premier sillon. Ainsi les sillons méridiens de troisième ordre ne partagent pas en parties égales les segments préexistants comme cela arrive habituellement dans la segmentation. Cela tient à ce que les noyaux n'étant pas situés

au centre des segments, le protoplasma est réparti inégalement autour des noyaux, et que la portion prépondérante du protoplasma dévie de son côté l'axe du fuseau. Dans tous ces cas le noyau est excentrique dans l'élément considéré. Cette position du noyau se rencontre surtout au début de la segmentation, elle est due à ce que, lorsque l'aire des segments est très étendue, l'écartement des taches polaires qui règle la position des futurs noyaux, n'est pas aussi grand que l'écartement des centres des nouveaux éléments formés. Dans les cas où le noyau est situé au centre des segments, la forme du protoplasma influe également sur la direction du fuseau, laquelle est donnée par la position des plus grands amas de substance protoplasmique que l'on peut distinguer autour du noyau. Ainsi dans le cas d'un segment étroit et allongé (supposé dirigé verticalement) le protoplasma est plus abondant au-dessus et au-dessous du noyau que sur les côtés, le fuseau sera donc dirigé de haut en bas et la division sera transversale. Dans un segment triangulaire large constitué comme le sont ceux de la Seiche, le protoplasma est plus abondant au contraire à droite et à gauche du noyau, et le fuseau se dirige d'un côté à l'autre; et la division est longitudinale.

Il est inutile d'insister davantage là-dessus. O. Hertwig (1) a déjà fait remarquer il y a peu de temps que la position d'un fuseau est réglée par la distribution du protoplasma qui l'entoure. Je ne suis entré dans quelques détails au sujet des premières segmentations, que pour deux raisons. Premièrement parce que cette étude montre d'une manière incontestable l'influence du protoplasma sur la direction de la segmentation, comme l'a déjà indiqué Hertwig, et secondement parce que cette étude donne la raison de l'inégalité des premiers segments du blastoderme de la Seiche. Mais, avant d'insister sur ce dernier point, je veux dire encore un mot sur la première segmentation.

(1) *Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen* (Jenai. Zeitsch. Naturwiss., Bd XVIII, 1885).

Les observations que l'on possède sur les relations qui existent entre la direction des pronuclei et la direction du premier sillon de segmentation ne sont pas assez nombreuses (voy. p. 35) pour permettre de décider si le rapport qui existe chez la Seiche entre ces deux phénomènes est général et constant. En admettant qu'il le soit, l'influence que la direction des pronuclei exerce sur la première segmentation est-elle contraire à notre manière de voir sur le rôle du protoplasma comme directeur de la segmentation? En aucune façon, parce qu'il est évident que les pronuclei exercent tout d'abord une action considérable sur le disque germinatif, et que ce dernier n'existe pour ainsi dire que par eux. En outre, pendant leur marche à travers le protoplasma, les pronuclei peuvent créer dans ce dernier des modifications multiples, lesquelles agiront plus ou moins directement sur le premier noyau de segmentation pour diriger sa division, et la concordance entre le plan de la première division et la ligne de direction des pronuclei peut tenir précisément à ce que les modifications créées dans le protoplasma sont réparties également des deux côtés de cette ligne.

L'inégalité des quatre premiers segments du blastoderme de la Seiche est liée à la position des noyaux des deux premiers segments. De même la forme des huit segments du stade suivant se déduit de l'inégalité des quatre premiers et de la position de leurs noyaux. Ainsi de suite, on peut rattacher la forme des éléments de chaque stade à celle des éléments du stade précédent. Donc l'inégalité des segments et la symétrie bilatérale du blastoderme trouvent leur raison d'être dans ce fait que les deux premiers noyaux de segmentation ne sont pas placés au centre des segments auxquels ils appartiennent. Nous avons déjà vu, par le mode de se comporter des segments inégaux, que ces segments ont tous la même valeur morphologique. Avec l'explication précédente la clef de leur inégalité en grandeur nous est donnée, et nous voyons que cette disposition ne dépend que de la forme du disque germinatif et de la position des noyaux au commencement de la segmenta-

tion, et qu'elle n'a aucune signification embryologique spéciale.

#### COMPARAISONS ET CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Pour comparer la segmentation des Céphalopodes avec celle des autres Mollusques, je choisirai parmi ces derniers un type dont l'œuf possède une grande quantité de vitellus de nutrition, et se rapproche par conséquent le plus possible de celui de la Seiche. L'œuf de *Nassa mutabilis* étudié par Bobretzky (1) est à peu près dans ces conditions. Chez cet animal, avant la segmentation, le protoplasma est accumulé à un des pôles de l'œuf. Au début de la segmentation ce pôle est détaché du reste de l'œuf par un plan équatorial, en même temps qu'un sillon vertical le divise en deux sphères égales possédant chacune un pôle protoplasmique et un pôle vitellin; une de ces sphères se soude au reste de l'œuf, et la masse qu'elle forme avec lui se divise de nouveau comme l'œuf l'a fait, c'est-à-dire en engendrant deux petites sphères et une grosse. Dans le même temps la petite sphère de la première segmentation restée libre s'est divisée en deux, puis une des dernières sphères produites se soude de nouveau à la grosse sphère vitelline, de sorte que l'œuf consiste à ce moment en trois petites sphères libres, et une grosse sphère renfermant une quantité considérable de vitellus nutritif, et dont l'extrémité protoplasmique est voisine du pôle protoplasmique des trois sphères libres, et forme avec ces dernières une figure en rosace. Au centre de la rosace les sphères produisent par bourgeonnement chacune une petite cellule, et ce processus continue assez longtemps, — ces petites cellules se multipliant elles-mêmes par division — de sorte que l'on a à la fin un strate de petites cellules produites par un bourgeonnement des quatre sphères. Parmi ces dernières, les trois sphères libres se sont écartées les unes des autres et se sont reportées sur les côtés de la grande sphère.

(1) *Studien über die embryonale Entwicklung d. Gasteropoden* (Archiv. für Mikroskopische Anat., t. XIII).

Enfin la partie protoplasmique de ces sphères est employée à former une couche spéciale de cellules (l'hypoblaste), et la partie nutritive s'ajoute à la masse vitelline. Cette masse vitelline, qui comprend la plus grande partie de la grosse sphère, ne se segmente pas, et constitue simplement une réserve nutritive comme le vitellus de la Seiche; les cellules formées par les quatre premières sphères, après avoir achevé leur bourgeonnement, forment l'entoderme, les petites cellules bourgeonnées constituent l'ectoderme. Donc il y a chez la *Nassa* toute une portion du vitellus qui ne se segmente pas et qui forme une masse nutritive de nature non cellulaire, contrairement à ce qui se rencontre d'habitude chez les Gastéropodes. C'est là un cas qui se rapproche tout à fait de la segmentation partielle des Céphalopodes. A première vue, la séparation des sphères vitellines du reste de l'œuf, par le moyen d'un plan équatorial, semble s'opposer à un tel rapprochement, mais il faut bien remarquer que cette division n'a pas une signification capitale dans la segmentation. Je m'explique. On sait que dans quelques Mollusques le premier sillon de segmentation est équatorial et partage dès le début l'œuf en une grosse sphère entodermique (macromère) et en une petite sphère ectodermique (micromère). Si le plan équatorial qui sépare les sphères vitellines chez la *Nassa* était équivalent au sillon équatorial des Mollusques que je viens de citer, il est clair que la segmentation de la *Nassa* n'aurait plus rien de commun avec celle des Céphalopodes. Mais précisément le sillon équatorial de la *Nassa* n'est pas homologue avec le sillon équatorial que l'on observe chez les Mollusques auxquels je fais allusion, et qui détermine chez ces derniers la séparation des éléments de l'ectoderme d'avec ceux de l'entoderme, puisque les sphères vitellines qu'il sépare au pôle protoplasmique de l'œuf ne fournissent pas l'ectoderme seul, et que la masse inférieure de l'œuf qui reste après son apparition, ne constitue pas le matériel entodermique de l'œuf. En effet les sphères vitellines contiennent à la fois les éléments de l'ectoderme qu'elles produisent par le bourgeonnement de

leur pôle protoplasmique, et les éléments de l'entoderme, (formés par ce qui reste de leur corps après le bourgeonnement de l'ectoderme) qui s'écartent plus tard du sommet de l'œuf, et viennent se placer sur les côtés de la masse inférieure purement nutritive et qui se segmente pas. Par conséquent le sillon équatorial de la Nassa, loin de séparer dès le début le matériel des deux feuilletts fondamentaux de l'organisme, isole simplement la partie active de l'œuf, celle qui se segmentera, de la partie inerte et purement nutritive, et cet isolement est dû sans doute à ce que chez la Nassa, le vitellus formatif est accumulé à un pôle de l'œuf, d'une manière prépondérante, et est répandu dans le reste de l'œuf en proportion très faible ou même nulle. Deux choses parlent en faveur de cette hypothèse : premièrement ce fait qu'un sillon vertical apparaît simultanément avec le sillon équatorial, ce qui n'arrive jamais dans les autres cas ; secondement la fusion qui s'opère entre une des sphères protoplasmiques et la masse inférieure de l'œuf. Par conséquent les sphères vitellines de la Nassa sont des sphères contenant à la fois les éléments de l'ectoderme et ceux de l'entoderme, et les segments de la Seiche leur sont tout à fait comparables. En effet imaginons que le protoplasma qui chez la Nassa est accumulé en quantité assez considérable à l'un des pôles de l'œuf, soit réduit à une lame très mince comme il l'est chez la Seiche, quelles modifications cela entraînerait-il dans la segmentation ? Tout d'abord il est clair que le protoplasma ne pourrait pas s'isoler par un sillon équatorial de la masse du vitellus, car sa surface de contact avec le vitellus est beaucoup trop étendue et sa minceur est trop grande pour que la formation d'un pareil sillon soit possible. Quant aux sillons verticaux qui chez la Nassa divisent en deux le pôle protoplasmique de l'œuf, détaché par le sillon équatorial, rien ne s'opposerait à leur production. C'est précisément ce qui arrive chez la Seiche, le protoplasma ne se sépare pas de la masse principale de l'œuf, et reste sous forme d'une lame mince appliqué à la surface du vitellus nutritif, mais des sillons verticaux le découpent suivant son épaisseur

en segments qui convergent autour d'un point, autour duquel ils produisent par des divisions répétées de leur sommet un grand nombre de petites cellules. Les premiers segments de la Seiche sont donc comparables aux sphères vitellines de la Nassa, et par suite aux sphères de segmentation dites macromères; comme les sphères vitellines de la Nassa, ils produisent par des troncatures répétées de leur sommet des éléments auxquels j'ai donné le nom de blastomères, et qui correspondent évidemment aux micromères, car le mode de production des blastomères par division n'est pas en opposition avec la production des micromères par bourgeonnement, vu qu'il n'y a entre le bourgeonnement et la division cellulaire aucune différence irréductible. Comme les sphères vitellines de la Nassa, les blastocones de la Seiche s'écartent de plus en plus les uns des autres, par la production même des micromères à leur sommet. Par suite de l'amincissement graduel de la lame du vitellus formatif à mesure qu'on avance vers la périphérie, les sillons méridiens qui divisent le germe et forment les blastocones (macromères) ne s'étendent pas sur toute l'étendue du vitellus formatif, qui dans sa périphérie reste insegmenté. Il en résulte que par l'écartement continu des blastocones, il arrive un moment où ces derniers se trouvent dans la zone périphérique insegmentée du vitellus formatif, dans laquelle ils forment des épaississements qui ne sont plus isolés les uns des autres par des sillons. Cette disposition des macromères qui se rencontre à la fin de la segmentation est secondaire, et tient à la minceur de la lame du protoplasma formatif, et ne peut en rien s'opposer à l'homologation que j'ai faite entre les blastocones de la Seiche et les macromères ordinaires.

La conclusion est que les blastocones et les blastomères de la Seiche sont respectivement comparables aux macromères et aux micromères des Mollusques à segmentation inégale. Les blastocones présentent en outre la même valeur physiologique que les macromères. C'est par eux que se fait l'accroissement du disque germinatif qui fournit la substance des

nouvelles sphères de segmentation en voie de production incessante.

Le fait que les sillons méridiens des premiers stades ne se coupent pas perpendiculairement, comme cela est la règle habituelle, s'explique par la raison que les noyaux des premiers segments sont excentriques, et que, par suite, la division des premiers segments est inégale.

D'ailleurs, on peut trouver d'autres cas où les premiers sillons méridiens sont dirigés un peu irrégulièrement. Ainsi, Salensky a démontré que dans l'Esturgeon il apparaît tout d'abord, au pôle protoplasmique, un sillon peu profond et qui ne s'étend pas très loin sur la surface de l'œuf. Un peu plus tard, deux sillons situés à peu près dans le prolongement l'un de l'autre coupent le premier à angle droit; enfin, au troisième stade, un sillon également méridien se forme dans chacun des quatre segments délimités par les sillons antérieurs et détermine ainsi la production de huit segments. Ces huit segments ne sont pas tous égaux entre eux (1), car les sillons ne viennent pas tous converger au centre du blastoderme, en interceptant entre eux des angles égaux, il en est qui tombent sur les premiers sillons, à quelque distance du centre, et divisent ainsi le segment dans lequel ils se trouvent en deux parties inégales. L'Esturgeon fournit donc l'exemple d'une segmentation qui présente certains rapports avec la segmentation de la Seiche, car, au début, la segmentation dans l'œuf d'Esturgeon est tout à fait superficielle, et les trois premiers stades sont obtenus, comme chez la Seiche, par huit sillons méridiens ne se coupant pas régulièrement à angles droits.

A cause des relations qui existent entre la segmentation de l'Esturgeon et celle de la Seiche, je veux insister un peu sur la segmentation du premier, pour faire bien ressortir la nature et la signification de la segmentation chez les Céphalopodes.

Les premiers sillons méridiens qui apparaissent chez l'Es-

(1) *Recherches sur le dével. du Sterlet* (Arch. de biologie de Van Beneden, t. II, pl. XV, fig. 8).

turgeon sont très superficiels et, dans les premiers moments, ne s'étendent pas sur toute la surface de l'œuf. Si les choses en restaient là, la segmentation de l'Esturgeon ressemblerait tout à fait à celle de la Seiche, et n'en différerait que parce que, chez cette dernière, l'irrégularité des premiers segments est beaucoup plus grande et, en même temps, est distribuée d'une manière constante, aboutissant à la formation d'un blastoderme symétrique. Mais plus tard, chez l'Esturgeon, les sillons superficiels s'approfondissent, s'étendent sur toute la surface et sur toute l'épaisseur de l'œuf, qu'ils découpent en segments disposés comme les quartiers d'un fruit. Alors apparaissent des sillons équatoriaux très rapprochés du pôle protoplasmique de l'œuf, qui détachent le sommet des segments sous forme de petites cellules qui constitueront l'ectoderme, tandis que le reste des segments constitue l'entoderme. Lors même que la segmentation resterait cantonnée à la superficie de l'œuf, cela ne changerait rien à la valeur des segments déterminés par elle, car on sait bien que l'extension d'un sillon dans un œuf dépend simplement des quantités relatives du protoplasma et du vitellus nutritif au sein de cet œuf. Par conséquent, les segments de la Seiche, qui sont produits par des sillons superficiels et sont limités à la superficie de l'œuf, peuvent se comparer aux segments de l'Esturgeon, et, de même que chez ce dernier, la portion supérieure (polaire) de ces segments produit les cellules ectodermiques, tandis que la portion inférieure des segments, la base des blastocones chez la Seiche, représente les cellules entodermiques.

Les exemples de la segmentation de l'Esturgeon et de celle de la *Nassa mutabilis* suffiront pour faire comprendre ma manière de voir au sujet de la segmentation de la Seiche. La segmentation de la *Nassa* est, en réalité, le cas le plus rapproché de la segmentation partielle que l'on puisse trouver parmi les Mollusques, et je suis convaincu que la segmentation partielle est arrivée à s'établir chez les Céphalopodes en suivant une série d'étapes dont le cas de la *Nassa* marque l'une des dernières.

## RÉSUMÉ DE LA SEGMENTATION

Le vitellus formatif est réduit chez la Seiche à une lame placée à la superficie du vitellus de nutrition, au pôle aigu de l'œuf, et dans laquelle on distingue, immédiatement après la fécondation, une portion centrale granuleuse épaisse, *disque germinatif*, qui passe graduellement dans une portion périphérique très mince, formée d'un protoplasma hyalin, lequel se différencie peu à peu à la surface du vitellus, en gagnant le pôle mousse.

Le premier sillon de segmentation est méridien, et divise le disque germinatif en deux parties égales. Il est indépendant des globules polaires, c'est-à-dire passe rarement par ces derniers, mais bien plus souvent à leur droite ou à leur gauche, et sa direction présente, avec les globules polaires, les mêmes rapports que les deux pronuclei, marchant à la rencontre l'un de l'autre, présentaient avec ces derniers.

Les deuxième et troisième stades sont produits respectivement par deux, puis par quatre sillons méridiens qui déterminent la formation de quatre, puis de huit segments inégaux, symétriquement placés par rapport au premier sillon, qui devient l'axe du blastoderme. Les globules polaires n'occupent pas exactement le point de convergence des sillons, mais se trouvent placés auprès du premier sillon, à quelque distance du centre du blastoderme. Si l'on oriente le blastoderme en plaçant en haut la partie de l'axe près de laquelle se trouvent les globules polaires, on voit que les huit segments sont ainsi disposés : de chaque côté de l'axe, en haut, un segment large suivi de deux autres segments larges latéraux, et enfin, en bas, un segment étroit. Ces huit segments, bien qu'inégaux, ont tous la même valeur morphologique : ils représentent des macromères.

Au quatrième stade, les six segments supérieurs et latéraux se divisent chacun en deux par un sillon méridien ; mais les deux segments inférieurs étroits se divisent au contraire par

un sillon équatorial, qui détache leur sommet sous forme d'une petite cellule qui prend place au centre du blastoderme. Ces cellules, que j'ai appelées blastomères dans le cours de ma description, correspondent à des micromères. A la fin du quatrième stade, le blastoderme comprend donc deux micromères et quatorze macromères.

La segmentation consiste dans la bipartition de chacun des éléments (micromères et macromères) que comporte le blastoderme à un moment donné. Cette bipartition ne se fait pas simultanément dans toute l'étendue du blastoderme, mais elle commence d'abord dans les éléments (blastocoques et blastomères) placés dans la portion supérieure du blastoderme, et elle s'achève dans ces éléments avant que les blastocoques et les blastomères inférieurs se soient divisés ; mais elle ne recommence jamais dans la partie supérieure du blastoderme avant que les éléments qui occupent la partie inférieure se soient divisés à leur tour.

A la fin du cinquième stade, le blastoderme comprend douze micromères et vingt macromères. Les douze micromères sont produits de la façon suivante : quatre viennent du dédoublement des deux micromères qui existent au stade précédent ; les huit autres sont fournis par la division du sommet de huit blastocoques, lesquels descendent directement de chacun des huit blastocoques présents au troisième stade, de telle façon que, le cinquième stade accompli, chacun des blastocoques (macromères) présents au troisième stade aura fourni au moins un blastomère (micromère).

La segmentation continue régulièrement comme une bipartition de tous les éléments du blastoderme, mais le nombre des blastomères augmente plus rapidement que celui des blastocoques. Par exemple, dans un blastoderme comprenant cent douze éléments (un peu avant la fin du septième stade), on trouve trente-deux blastocoques et quatre-vingts blastomères. A la fin de la segmentation, les blastomères (micromères) sont fort nombreux, plus de trois cents. Ils forment une plaque circulaire limitée en dehors par la zone des blastocoques. Les

micromères qui forment cette plaque sont disposés sur un seul plan, leur contour est polygonal irrégulier et leur taille est variable. En général les plus petits occupent le centre, les plus grands le bord de la plaque circulaire qu'ils constituent par leur réunion. Par suite, on peut distinguer dans cette dernière une aire centrale formée par de petits micromères assez réguliers, et une zone située en dehors de ces derniers, occupée par des micromères de plus grande taille, qui joueront un rôle spécial dans la suite. C'est la zone moyenne. En dehors de la zone moyenne se trouve la zone des blastocones, lesquels sont à ce moment de simples amas de protoplasma granuleux pourvus d'un noyau, situés dans la lame hyaline très mince et parfaitement continue entre eux.

#### CHAPITRE IV

##### **Formation de l'embryon et de la membrane périvitelline.**

Pendant tout le cours de la segmentation, le blastoderme se compose d'un seul strate d'éléments appliqués étroitement sur le vitellus, et ne laissant entre eux aucune cavité de segmentation. D'accord avec Ussow, nous avons fixé la fin de la segmentation au moment où l'on voit apparaître dans des points déterminés, un second plan de cellules engendrées par la division des blastomères perpendiculairement à leur hauteur. Ces cellules ont été généralement considérées comme formant la première ébauche d'un feuillet distinct, le mésoderme. Les changements dont le blastoderme est le siège à cette période du développement ne se bornent pas seulement à la production du strate profond dont je viens de parler; la zone périphérique du blastoderme, occupée par les blastocones, se transforme en une couche spéciale très mince, qui recouvre le vitellus, et s'intercale peu à peu entre lui et l'embryon, et à laquelle on a donné le nom de *membrane périvitelline*. Le rôle des blastocones dans la constitution de la membrane

périvitelline a été entièrement méconnu, aussi bien par les auteurs anciens que par les plus récents, sans doute à cause des changements profonds que ces éléments subissent, et qui, en leur faisant perdre leur aspect primitif, ont fait penser à la plupart qu'ils disparaissaient, sans doute aussi à cause de la minceur et de la fragilité de la membrane périvitelline, qu'il est difficile d'isoler du vitellus au début de sa formation et qui, restant adhérente à ce dernier, se sépare du blastoderme lorsqu'on le prépare pour l'étude.

La connaissance du mode de formation et de l'origine de la membrane périvitelline est d'une importance capitale pour la compréhension des feuilletts fondamentaux de l'embryon, l'ectoderme et l'entoderme. Pour en donner une idée exacte, je considérerai isolément tout d'abord les transformations qui s'opèrent dans chacune des zones que l'on peut distinguer dans un blastoderme à la fin de la segmentation. Ces zones sont au nombre de trois : 1° la zone périphérique ou zone des blastocones ; 2° la zone moyenne, et 3° la zone centrale, ces deux dernières constituées exclusivement par des blastomères.

La zone périphérique répond à la portion hyaline amincie du vitellus formatif. Les blastocones sont à ce moment de simples épaisissements de protoplasma granuleux pourvus d'un noyau, disposés dans la continuité de cette mince lamelle hyaline. Ils ont la forme de massues, ou selon l'expression de Kölliker de comètes, leur partie renflée (tête) est contiguë aux blastomères, et leur partie effilée (queue) s'allonge dans la direction d'un rayon, en s'amincissant de plus en plus. Leur noyau occupe leur partie renflée. A un certain moment ces noyaux se multiplient et le corps du blastocone se divise en autant de parties qu'il y a de noyaux. Alors à la place de chaque blastocone on trouve un groupe de quatre, six, huit, etc., éléments disposés les uns à côté des autres par files serrées, qui forment autour du blastoderme des rayons assez larges, auxquels on peut donner le nom de files radiales (fig. 35). Les éléments produits par la division des blastocones présentent ceci de particulier, que les sillons qui les séparent

les uns des autres ne pénètrent pas dans toute l'épaisseur du protoplasma, mais restent limités à sa surface, de sorte que les éléments nouvellement produits ne sont séparés les uns des autres qu'à leur superficie, et communiquent largement par leur profondeur entre eux et avec la lamelle hyaline qui les supporte. Le peu de profondeur de ces sillons est prouvé par l'examen des coupes ; on voit par exemple, figure 40, un sillon légèrement oblique, qui n'entame que la partie superficielle du protoplasma. Au début les nouveaux éléments qui proviennent de la division des blastocones ont la forme de polygones à quatre ou cinq côtés, serrés les uns contre les autres, de sorte que les files radiales ont l'aspect d'un épithélium pavimenteux (fig. 35) ; plus tard ils s'écartent les uns des autres, d'abord très légèrement, leurs angles s'émoussent, et leur contour, de polygonal devient arrondi, puis peu à peu la distance qui les sépare grandit, si bien qu'ils forment des corps arrondis ou ovales, pourvus d'un noyau, dispersés à quelque distance les uns des autres, isolément ou par groupes de deux. Par cette série de transformations qui commencent à la périphérie des files radiales, ces dernières se disloquent et s'égrènent pour ainsi dire. On voit alors comme dans la figure 35, les files radiales encore larges et à éléments polygonaux dans leur partie qui est en contact avec les blastomères, se prolonger vers leur périphérie par des éléments arrondis isolés. Il y a donc une véritable migration des éléments produits par la division des blastocones, migration qui les transporte à des points assez éloignés de leur lieu d'origine. En outre, à mesure qu'ils s'écartent les uns des autres, les éléments des files radiales subissent des changements importants dans leur constitution. Ils deviennent moins apparents, comme s'ils perdaient une partie de leur substance, et leur contour devient moins net. On voit figure 38, un groupe de deux de ces éléments arrondis, séparés l'un de l'autre par un sillon très étroit, pourvus chacun d'un noyau et présentant un contour très net. A côté d'eux se trouvent deux éléments évidemment de même nature, ainsi que le prouvent

leur mode de groupement de part et d'autre d'un sillon, les caractères de leur noyau, leur aspect, en un mot toute leur structure, mais qui présentent avec les premiers une différence importante, en ce que leur contour n'est pas limité. Le protoplasma granuleux qui constitue leur corps, plus épais autour du noyau, diminue peu à peu d'épaisseur en s'éloignant de ce dernier, et passe dans la lame hyaline sans transition marquée, et comme en s'y perdant peu à peu. C'est là une forme de transition, dans laquelle on peut encore reconnaître quelques-uns des caractères des éléments formés par la division des blastocones, mais qui présente cette disposition importante, que le contour propre des éléments a disparu, et que leur individualité tend à se perdre. Ainsi les éléments des files radiales, de polygonaux deviennent arrondis, puis s'écartent les uns des autres, et enfin leur protoplasma commence à diffuser peu à peu dans la lamelle hyaline. Finalement le protoplasma se réduit encore davantage, et à la place d'un élément arrondi présentant un corps protoplasmique assez volumineux et un noyau, on ne trouve plus qu'un noyau logé dans la couche hyaline du vitellus formatif, dans laquelle il détermine un léger renflement.

Ces noyaux entourés d'une faible quantité de protoplasma granuleux, et qui sont disposés autour du blastoderme à la surface du vitellus de nutrition, répondent à ces noyaux que Ray Lankester a appelés *autoplastes* et que d'autres auteurs appellent *noyaux vitellins*.

La formation des noyaux vitellins ne se fait pas seulement à l'extrémité périphérique des files radiales, c'est-à-dire dans la partie de ces files la plus éloignée du blastoderme ; mais entre deux files radiales à éléments polygonaux, on trouve souvent des blastocones qui ne sont pas divisés, et se sont transformés immédiatement en noyaux vitellins, de sorte que l'on peut rencontrer des noyaux vitellins parfaitement constitués, dans l'étendue de la membrane hyaline comprise entre deux files radiales consécutives, dont les éléments sont encore au début de leurs transformations.

Les noyaux vitellins se présentent sous deux aspects principaux. Les uns sont volumineux, ovales, quelquefois un peu déformés; leur contenu est clair et renferme des grains chromatiques de petite taille (fig. 39). Les autres sont plus petits et plus nettement arrondis, leur contenu est moins clair, et leurs grains chromatiques sont plus serrés les uns contre les autres. Cette dernière forme paraît devoir se rapporter à des noyaux jeunes. On trouve souvent deux noyaux vitellins assez voisins l'un de l'autre, et formant un groupe isolé dans la membrane hyaline. Cette disposition est-elle due à la transformation sur place d'un groupe de deux éléments comme ceux que représente la figure 38, ou bien à la division d'un noyau vitellin? Ces deux hypothèses sont également acceptables. Il est assez rare d'observer la division indirecte des noyaux vitellins, bien que cette division existe comme on le verra plus loin, et, comme ces noyaux se multiplient beaucoup, il est probable qu'ils se divisent à la fois par division indirecte et par simple étranglement.

Lorsque les transformations des éléments des files radiales sont achevées, la zone périphérique a pris une structure spéciale. Primitivement elle consistait en une lame hyaline, dans laquelle les blastocones étaient disposés comme une couronne autour du disque formé par les blastomères. Actuellement, elle consiste en une lame protoplasmique continue semée de noyaux, c'est-à-dire en un véritable plasmodium. Son bord interne est situé immédiatement en dehors des blastomères; du côté de la périphérie, elle a les mêmes limites que le vitellus formatif, lequel, on s'en souvient, se différencie peu à peu à la surface du vitellus, en gagnant le pôle mousse de l'œuf. Au début, les noyaux ne se répandent pas dans la membrane hyaline très au delà de l'extrémité des files radiales, et ils forment autour du blastoderme une zone assez étroite, et qui n'atteint pas, dans les premiers temps au moins, l'équateur de l'œuf. Plus tard cette zone s'étend dans les deux sens, en dedans où elle s'avance au-dessous du blastoderme, et en dehors où elle tend à recouvrir le pôle vitellin de l'œuf. Il est facile de recon-

naître sur les coupes la zone périphérique, parce que le protoplasma qui la forme est plus homogène et plus réfringent que le protoplasma dont sont formés les blastomères, et cette différence est toujours très marquée, de sorte que les coupes présentent l'aspect que j'ai dessiné figures 41, 42, 43, 44.

Cette membrane semée de noyaux, qui s'étend peu à peu sur le vitellus, constitue ce que l'on appelle la *membrane péritelline* ou *yolk epithelium* (R. Lankester).

En même temps que la zone périphérique subissait les transformations qui aboutissent à la formation de la membrane péritelline, la zone moyenne du blastoderme est devenue le siège d'une prolifération abondante, qui a amené la formation de plusieurs strates de cellules superposés. Les cellules profondes engendrées par cette prolifération, ont été considérées, avons-nous dit, comme représentant le mésoderme; on verra que ces cellules forment en réalité un bourrelet qui sert à l'accroissement du bord du blastoderme. Cet accroissement une fois terminé, l'aire embryonnaire est formée, et les premières ébauches des organes apparaissent.

La première indication que j'ai trouvée de la formation des strates profonds m'a été fournie par le blastoderme dont j'ai représenté une partie figure 36. On voit que les blastomères qui répondent à l'aire centrale, sont assez petits, en forme de polygones réguliers, pourvus d'un noyau généralement en repos. Les blastomères qui forment la zone moyenne sont au contraire un peu plus grands, et en voie de division active. Beaucoup viennent d'achever de se diviser, on reconnaît leurs noyaux ovalaires, assez colorés, et plus petits que ne le sont les noyaux adultes. D'autres en sont aux premières phases de la reconstitution des noyaux fils, les plaques chromatiques secondaires formées par la plaque équatoriale du fuseau ont à peine fusionné leurs filaments en une masse commune. Enfin quelques-uns présentent un beau fuseau nucléaire. La plupart de ces divisions se font suivant des plans verticaux, de telle manière que les deux cellules nouvellement formées prennent place l'une à côté de l'autre dans le plan du blastoderme.

Cela est indiqué très nettement par la position des noyaux jeunes et par la direction des fuseaux dont l'axe est horizontal et situé dans le plan du blastoderme. Mais dans les cellules *fv*, *fv*, l'axe du fuseau est au contraire perpendiculaire à ce plan, de telle sorte que le fuseau se présente à l'observateur debout, c'est-à-dire avec son axe dans la direction du rayon visuel ; on voit alors la plaque équatoriale du fuseau de face, et elle apparaît comme un disque formé de petits traits ou de points, suivant que les filaments chromatiques qui la composent sont vus plus ou moins en raccourci. Dans une autre cellule *ob*, le fuseau est très fortement oblique dans le sens vertical. Chacune de ces cellules, en se divisant, produira deux cellules superposées et non plus placées côte à côte sur un même plan, et qui constitueront les premiers rudiments d'un strate profond. Les cellules qui se divisent ainsi sont situées sur un cercle placé un peu en dedans du bord du blastoderme comme on le voit dans la figure 36, et dans les coupes 40 et 41. En dedans de ce cercle se trouve l'aire centrale, en dehors de lui les blastomères périphériques forment pour quelque temps encore une seule couche, mais bientôt ils se divisent à leur tour, et toute la zone moyenne présente une épaisseur de deux à trois couches de cellules.

A cause de cette épaisseur, la zone moyenne présente une teinte plus sombre que le reste du blastoderme, ce qui lui a fait donner par Ussow le nom d'aire opaque (*area opaca*).

Cette expression rend bien l'aspect de la zone moyenne, mais il faut la rejeter cependant, parce qu'elle peut faire naître des confusions. Ce que l'on appelle aire opaque chez les Vertébrés, n'a en effet rien à faire avec la zone moyenne du blastoderme des Céphalopodes, c'est une partie extra-embryonnaire, et qui ne prend aucune part à la formation du corps, tandis que la zone moyenne chez la Seiche fournit la majeure partie du corps, la zone centrale n'étant employée qu'à la formation de l'épithélium coquillier.

Les premières cellules du strate profond prennent une part active à la prolifération du bord du blastoderme, et fournissent

de nombreux éléments en même temps que les cellules superficielles qui continuent à se diviser suivant leur hauteur. Il en résulte que la zone moyenne forme en réalité un bourrelet assez épais, dans lequel on ne peut pas reconnaître pour le moment des feuilletts distincts; les éléments y sont confondus d'une manière inextricable, comme dans tous les points où la prolifération cellulaire est très active, et qui servent à l'accroissement de l'embryon. Il faut se rappeler que les premiers éléments des strates profonds sont engendrés par *délamination* aux dépens des cellules ectodermiques jusqu'alors disposées sur un seul plan. Ils entreront dans la constitution du mésoderme.

L'aire centrale située en dedans de la zone moyenne offre peu de modifications; ses cellules ont régularisé leur forme de plus en plus, et ont pris l'aspect de polygones réguliers à cinq ou à six côtés. Sur les coupes, ces cellules paraissent comme des prismes rangés les uns à côté des autres, et présentent un noyau situé dans leur moitié supérieure. L'aire centrale reste formée d'un seul plan de cellules qui reposent directement sur le vitellus nutritif. Il n'y a pas de cavité de segmentation.

Toutes ces transformations achevées, les différences qui existent dès les premiers stades de la segmentation entre les blastocones et les blastomères sont arrivées à leur maximum. Les blastomères forment un disque cellulaire pluristratifié sur ses bords (le blastoderme); les blastocones ont semé leurs noyaux dans toute l'étendue de la lame hyaline, la transformant ainsi en une couche multinucléée, véritable plasmodium, la *membrane périvitelline*.

Les rapports entre la membrane périvitelline et le blastoderme changent alors, et il en résulte une disposition nouvelle d'une grande importance. Le bord du blastoderme empiète sur la membrane périvitelline et la recouvre peu à peu. Par quel mécanisme cela se produit-il? Se produit-il, à un moment donné, une rupture mécanique entre le blastoderme et la membrane périvitelline, ensuite de laquelle les rapports de ces

deux parties seraient changés ? En aucune façon. La superposition du blastoderme sur la membrane périvitelline résulte simplement de la structure différente qu'ils présentent l'un et l'autre. La membrane périvitelline en tant qu'elle est un plasmodium constitue une formation particulière, qui par la multiplication de ses noyaux tend à augmenter l'étendue de sa surface, mais non pas à concourir en commun avec les cellules du blastoderme à l'accroissement général du bord de l'embryon, et par sa nature même, elle doit occuper une position particulière dans le germe, et former une couche indépendante spécialisée. Au début de sa formation, elle s'appuie contre les cellules du blastoderme (fig. 40) ; par son accroissement, elle envoie au-dessous de ces dernières une mince lame de sa propre substance (fig. 42) ; en même temps, les cellules du blastoderme se multiplient, elles forment le bourrelet que nous avons décrit, lequel s'enfonce légèrement dans le vitellus nutritif. Alors, la membrane périvitelline, qui est déjà en partie sous le blastoderme, subit vers le bord de ce dernier une inflexion assez forte, sa partie périphérique se trouvant à la surface du vitellus, sa partie interne étant enfoncée dans le vitellus par l'accroissement du bourrelet. Lorsqu'il se trouve un noyau vitellin au niveau de cette inflexion, le protoplasma qui l'entoure, refoulé entre le blastoderme et le vitellus, prend la forme d'un coin, avec sa base tournée en haut, et son tranchant s'enfonçant dans le vitellus. Ces noyaux donnent aux blastodermes, examinés à plat, un aspect particulier. On les voit formant autour du blastoderme une ligne plus ou moins continue, et ils apparaissent, bien qu'à demi-recouverts par le bord du blastoderme, grâce à leur teinte assez foncée et à leur aspect homogène (fig. 37).

Le bord interne de la membrane périvitelline est ainsi intercalé entre le vitellus et le blastoderme, en dehors de ce dernier la membrane périvitelline recouvre seule et pour un temps encore assez long le vitellus. Au début, elle ne s'étend pas sous le centre du blastoderme (fig. 34), mais bientôt ses noyaux se multiplient à son bord interne, en se divisant sui-

vant le procédé indirect (ils montrent alors les figures karyolitiques ordinaires), et au bout de quelque temps elle est parfaitement continue, s'interposant partout entre le vitellus et l'embryon, et ne laissant aucun point de ce dernier en contact direct avec les substances nutritives.

Sur les coupes, on trouve souvent au-dessus du blastoderme une fine membrane, fortement colorée par l'hématoxyline, qui recouvre le pôle protoplasmique de l'œuf. Cette membrane est très souvent emportée dans les préparations que l'on fait subir à l'embryon avant de le mettre en coupe; je pense qu'elle répond à la *membrane vitelline* de Bobretzky, et sa présence donne raison à ce dernier auteur contre Ussow, qui nie à tort qu'il y ait jamais de membrane autre que le chorion, au-dessus du blastoderme.

Les différents auteurs sont loin d'être d'accord sur les phénomènes qui se passent dans le blastoderme des Céphalopodes à la période où nous en sommes arrivés. Les divergences qui les séparent portent principalement sur les trois points suivants : 1° que deviennent les segments (blastocoques) ? 2° comment se forme le mésoderme ? 3° comment se forme la membrane périvitelline ?

Kölliker, qui a d'ailleurs très bien décrit la constitution du blastoderme à la fin de la segmentation, a le premier émis l'hypothèse que les segments se fondaient dans le vitellus et disparaissaient (1). Quant à la constitution de l'embryon après la période qui suit la segmentation, Kölliker en a eu une notion très juste, comme le montre la citation suivante (2) : « ... Le germe se divise en deux couches, une interne et une externe : la première forme le sac vitellin interne et externe, et comme cela se verra encore plus clairement dans la suite, n'est d'aucune importance pour la formation de l'embryon, mais constitue simplement une couche qui limite ce dernier d'avec le vitellus; la seconde forme l'embryon avec tous ses organes, et comme le montrera le prochain chapitre, forme de

(1) *Entwik. d. Ceph.*, p. 28.

(2) *Ibid.*, p. 61.

préférence avec ses couches internes les organes de la vie végétative, et avec ses couches externes les organes de la vie animale. » Il est impossible de mieux opposer la membrane périvitelline et le blastoderme, et de mieux exprimer la structure de l'embryon. Aussi, bien que K  lliker ne soit pas arriv      la notion des feuilletts telle que l'ont formul  e plus tard les embryologistes, on doit reconnaître qu'il s'en est approch   de bien pr  s.

Les opinions des auteurs post  rieurs    K  lliker peuvent se ramener    trois : 1   le m  soderme se forme par invagination du bord du blastoderme (Bobretzky) ; 2   le m  soderme se forme par d  lamination (Metschnikoff, Ussow). Dans les deux cas, la membrane p  rivitelline est une diff  renciation du m  soderme ; 3   la membrane p  rivitelline est form  e par des noyaux libres (R. Lankester, Brooks). Nous examinerons s  par  ment chacune de ces man  res de voir.

Bobretzky (1), n'ayant pas observ   la division transversale des cellules du blastoderme pour former le plan profond, pense que cette division n'existe pas, et que le m  soderme est produit par une inflexion en dedans du bord du blastoderme. C'est l   une id  e purement th  orique, ainsi que le montre l'observation directe. Pour ce qui est de la membrane p  rivitelline, Bobretzky pense qu'elle est form  e par une diff  renciation du m  soderme, bien que son origine soit rest  e peu claire pour lui. Il la regarde en outre comme une formation secondaire de peu d'importance, ce que r  fute suffisamment son apparition si pr  coce.

La formation du m  soderme par d  lamination a   t   soutenue par Ussow, qui a donn   de bonnes preuves en faveur de cette opinion. Ussow a tr  s bien vu la formation des files radiales, et para  t m  me avoir observ   la migration des   l  ments de ces files, si l'on s'en rapporte    ses figures (2), mais il n'a pas suivi la transformation de ces   l  ments en noyaux de la membrane p  rivitelline, et il pense que la formation des

(1) *Иссл  дованія*, etc., p. 10.

(2) *Наблюденія*, pl. IV, fig. 37.

files radiales (multiplication des segments) n'est que la continuation du processus de segmentation dans la portion périphérique mince du vitellus formatif, et que les éléments qui résultent de cette segmentation contribuent à l'extension du blastoderme (1). En réalité il ne les distingue pas des autres éléments de segmentation. Naturellement à la suite de cette erreur, il n'a pu reconnaître exactement le mode de formation de la membrane périvitelline, et il a pensé qu'elle se formait par une différenciation du mésoderme.

Ray Lankester (2) admit de son côté que des noyaux se formaient dans la profondeur du vitellus, et venaient se placer à la surface de ce dernier autour du blastoderme. Ces noyaux, qui différaient des noyaux de segmentation en ce qu'il « ne se segmente pas une aire protoplasmique autour d'eux », jouaient un certain rôle dans la constitution du blastoderme, à l'exception de l'ectoderme où ils ne pénétraient pas, et finalement formaient à la surface du vitellus, au-dessous du blastoderme, le *yolk epithelium* qui correspond à la membrane périvitelline. Ray Lankester opposait ces noyaux sous le nom d'*autoplastes* aux noyaux de segmentation qu'il appelait *blastoplastes*. Les transformations des blastocones expliquent tout autrement l'origine des noyaux de la membrane vitelline, mais il faut faire remarquer en outre que ces noyaux ne prennent pas part à la formation du blastoderme. Il n'est pas besoin d'ajouter que la production de nouveaux noyaux est toujours limitée au disque germinatif, et qu'il ne se produit jamais d'éléments cellulaires en dehors de ce dernier, dans le vitellus nutritif. Si cela arrivait, je n'aurais pas manqué de le remarquer sur mes nombreuses coupes, qui ne m'ont jamais rien présenté de pareil. Ces remarques faites, j'ajouterai que Ray Lankester est certainement celui des embryologistes qui a le mieux connu la nature de la membrane périvitelline ; sans qu'il se soit prononcé d'une manière catégorique sur sa valeur morphologique, il tend à la regarder comme une formation entodermique, et

(1) *Untersuchungen*, p. 603.

(2) *Observ. on the devel. of the Ceph.*, p. 39-40.

il l'a comparée avec la membrane périvitelline des poissons osseux, ce qui me paraît tout à fait fondé. Nous reviendrons d'ailleurs sur ce sujet. Brooks a adopté les idées de R. Lankester sans rien y ajouter de nouveau.

La membrane périvitelline par son mode de formation, par sa structure et par ses rapports, mérite qu'on lui accorde une grande attention. Par son mode de formation elle se montre comme une formation entodermique, puisqu'elle provient des blastocones qui sont de vrais éléments hypoblastiques. A cette période du développement, de nouveaux rapprochements s'imposent entre l'œuf de Seiche et celui de la Nassa.

Si l'on compare la figure 34 qui représente un œuf de Seiche au moment où la membrane périvitelline commence à être recouverte par le bord du blastoderme, avec la figure 23, planche IX de la Nassa donnée par Bobretzky, on voit que la membrane périvitelline présente exactement les mêmes rapports avec le reste de l'œuf, que les cellules hypoblastiques de la Nassa. Celles-ci sont intercalées entre le bord de l'ectoderme et le vitellus de nutrition non segmenté, absolument comme l'est la membrane périvitelline de la Seiche, et comme cette dernière, elles sont limitées à une zone située au bord du blastoderme, qui lui-même ne recouvre encore qu'une partie du vitellus. Une coupe de l'œuf de la Seiche à cette période du développement correspond donc tout à fait à une coupe de l'œuf de la Nassa. Dans les deux cas l'ectoderme forme une calotte qui recouvre en partie le vitellus de nutrition composé d'une masse non segmentée, et l'entoderme est représenté par une bande étroite de cellules placées au pourtour de l'ectoderme, et qui s'intercalent entre ce dernier et le vitellus. La position du mésoderme chez la Nassa correspond aussi à celle du mésoderme chez la Seiche, si l'on considère comme mésoderme les couches profondes du bourrelet circulaire du blastoderme.

Il est vrai que l'hypoblaste de la Nassa diffère de la membrane périvitelline en ce qu'il se compose de cellules assez volumineuses, distinctes les unes des autres, tandis que la

membrane périvitelline est un plasmodium. Mais la disposition de la membrane périvitelline en un plasmodium peut tenir à des causes secondaires : par exemple à la minceur de la lame protoplasmique dans laquelle se trouvent les blastocones, minceur qui s'oppose à la segmentation de cette lame, ou bien encore à la présence d'une grande quantité de vitellus nutritif, et en fait, dans les œufs méroblastiques des Vertébrés, la couche cellulaire en contact avec le vitellus est souvent disposée en un plasmodium. D'autre part l'hypoblaste de la *Nassa* ne s'étend pas dans la suite tout autour du vitellus comme le fait la membrane périvitelline, mais il reste limité à une petite étendue, et de plus il forme directement le revêtement du tube digestif, ce que ne fait pas la membrane périvitelline ; mais ces différences, par cela même qu'elles se produisent tardivement, n'ont qu'une importance secondaire, et ne peuvent pas infirmer les rapprochements qui s'imposent entre la membrane périvitelline de la Seiche et l'hypoblaste de la *Nassa*, au moment de leur formation.

Par conséquent, aussi bien l'origine de la membrane périvitelline, que ses rapports et les analogies qu'elle présente avec l'hypoblaste de certains embryons, permettent de la considérer comme une formation entodermique.

Dans l'œuf de Seiche arrivé à la période de développement que nous venons de considérer, on peut donc distinguer : 1° l'ectoderme qui forme une plaque arrondie unistratifiée dans son centre, et composée sur son pourtour de plusieurs rangs de cellules, produites aux dépens de la couche superficielle *par délamination* ; 2° le mésoderme (*pars*), représenté par les strates profonds des bords du blastoderme ; 3° la membrane périvitelline, que l'on peut regarder comme l'endoderme primitif.

## CHAPITRE V

**Les feuillets germinatifs.**

Le chapitre précédent expose le mode d'origine des trois feuillets germinatifs, ectoderme, mésoderme et entoderme (membrane périvitelline), mais la phase du développement à laquelle nous avons laissé l'embryon, n'est pas assez avancée, pour que nous puissions prendre une notion suffisante de ces feuillets, et il est bon de suivre leur destinée dans des phases ultérieures pour se faire de chacun d'eux une idée exacte.

Pour cela, j'exposerai tout d'abord les modifications extérieures qui se produisent dans l'embryon, et sont la première expression de la formation des organes, puis, à l'aide de coupes choisies parmi les plus importantes, j'étudierai rapidement la disposition des feuillets dans chacun des cas considérés.

La connaissance de la forme extérieure de l'embryon devenue classique depuis le travail de Kölliker, me dispensera d'entrer à ce sujet dans de bien grands détails, et je me contenterai de donner une description assez brève, destinée seulement à rectifier certaines inexactitudes échappées au grand embryologiste allemand, et à permettre de suivre aisément la description des coupes. J'ai figuré seulement quelques coupes qui présentaient les points les plus importants et les plus instructifs, mais je rappelle que mes descriptions sont faites d'après un grand nombre de séries très complètes, et qui m'ont toujours donné des résultats concordants.

Lorsque la membrane périvitelline est constituée et qu'elle commence à être recouverte par le blastoderme, ce dernier a la forme d'un disque, mince dans sa partie centrale, qui apparaît comme un cercle clair, et plus épais à son bord, qui forme une zone obscure (*area opaca* Ussow). Le bord du blastoderme s'accroît d'une manière notable, tandis que l'aire centrale garde à peu près les mêmes dimensions. A partir d'un

certain moment, le bord du blastoderme, tout en continuant à s'accroître et à s'étendre sur le vitellus, devient plus mince, et par conséquent plus clair. Toute la portion du blastoderme comprise en dedans de la bande claire qui se forme ainsi à son pourtour constituera le corps de l'embryon ; on peut donc l'appeler *aire embryonnaire* ; la bande claire périphérique est la première indication de cette partie du blastoderme qui entourera plus tard tout le vitellus, c'est-à-dire le *sac vitellin externe*.

Dans l'aire embryonnaire apparaissent bientôt des changements importants (fig. 44,) : le cercle clair qui en occupe le centre se limite plus nettement par un rebord légèrement saillant sur tout son pourtour, sauf vers le haut, où le rebord est interrompu. En dessous de ce point, on distingue une petite tache circulaire sombre *gl. ch*, que j'appellerai la *tache coquillière*, parce que c'est à son niveau que se forme, comme on le verra plus tard, l'épithélium qui sécrète la coquille. La zone obscure ne présente pas partout la même teinte ; mais elle paraît formée de deux moitiés plus sombres, séparées l'une de l'autre sur la ligne médiane par le cercle central, et par des espaces clairs situés au-dessus et au-dessous de ce dernier. L'espace clair supérieur a la forme d'une large bande, à bords parallèles, qui semble passer dans le cercle central par l'interruption déjà signalée de son rebord. L'espace clair inférieur forme comme un coin qui s'avance entre les deux moitiés de la zone obscure. Il n'atteint pas jusqu'au cercle central, mais laisse se réunir les deux moitiés de la zone obscure au-dessous de ce dernier. Au point de réunion de ces deux moitiés se trouve un épaississement très marqué *ep. m* en forme de trait ou de point d'exclamation. Ainsi, dès ce moment, une symétrie bilatérale se manifeste dans l'embryon, de même que l'on en constatait une dans le blastoderme en voie de segmentation. Ayant noté la position d'un certain nombre d'embryons par rapport à l'œuf, j'ai remarqué que l'axe de l'aire embryonnaire se comportait à peu près comme l'axe du blastoderme, c'est-à-dire qu'il était situé tantôt sur un méridien de l'œuf, tantôt

sur un cercle de latitude, mais d'une manière générale en concordance avec ce que l'on peut noter pour le blastoderme, la partie que j'ai appelée supérieure étant tournée vers le pôle aigu de l'œuf. A cause de ces analogies, je suppose que l'axe de l'aire embryonnaire est le même que celui du blastoderme, mais je n'en ai aucune preuve directe. L'axe de l'aire embryonnaire passe dans le plan médian vertical du corps de l'adulte. Ussow a déjà admis que l'axe du blastoderme est le même que celui du corps; mais il ne dit pas comment il est arrivé à cette opinion.

L'aire embryonnaire augmente d'étendue, non en empiétant sur la partie du blastoderme qui forme le sac vitellin externe, mais par un accroissement propre, intercalaire, de ses différentes parties. Elle présente en même temps des différenciations nouvelles (fig. 45). Dans sa moitié supérieure, de chaque côté, on voit apparaître une figure ovale *epc* dont les bords sont épaissis et obscurs, et dont le centre est mince et clair. Ces formations occupent les deux côtés latéraux supérieurs de l'aire embryonnaire. Leur bord externe forme sa limite du côté du sac vitellin externe; leur bord interne, divergent du haut en bas, contourne le cercle central à une certaine distance, et leur pointe inférieure est située sur les côtés, un peu au-dessous du centre de la figure. Le bord inférieur de l'aire embryonnaire est marqué par deux épaississements en forme de demi-croissants, *bb*, qui commencent tous deux à quelque distance de la ligne médiane par une partie renflée, et qui remontent de chaque côté de l'aire embryonnaire en s'effilant de plus en plus. Le cercle central ne présente rien de particulier, sinon que son rebord est encore plus marqué; autour de lui et un peu au-dessous du cercle central se trouvent des épaississements assez mal limités *ep. s*, qui entourent plus ou moins la ligne sombre que forme l'épaississement en point d'exclamation. En suivant le développement à partir du stade précédent, il est facile de voir que toutes les parties que je viens de nommer se sont différenciées dans l'intérieur de l'aire embryonnaire, telle que nous l'avons limitée plus haut; aucune ne s'y

est ajoutée venant d'un point situé en dehors de cette aire. Cela est important, parce que l'on a pensé que les bras naissent comme de petites éminences isolées au pourtour de l'aire embryonnaire; il n'en est rien : ils naissent dans le rebord inférieur épaissi *bb*, de l'aire embryonnaire, comme on le voit en suivant les figures 45, 46, 47. D'ailleurs, à partir de ce moment (fig. 45), on peut déjà indiquer les différentes parties du corps. Les bras naîtront du rebord inférieur, les figures ovales situées de chaque côté, à la partie supérieure, formeront les parties latérales de la tête, en même temps que les yeux; à cause de cela, on peut les appeler plaques ou *lobes céphaliques* (Köl liker). Les épaissements mal définis qui existent au-dessous du cercle central formeront les différentes parties de l'entonnoir; le rebord du cercle central est destiné à fournir le manteau, auquel se rattache l'épaississement en point d'exclamation.

Plus tard, les rapports de ces différentes parties changent un peu, en même temps que ces dernières se compliquent (fig. 46). Les lobes céphaliques s'accroissent considérablement par leur partie inférieure, de telle manière qu'ils descendent plus bas qu'auparavant dans l'aire embryonnaire, et leur pointe inférieure vient se placer vers le bord inférieur de l'aire embryonnaire, immédiatement en dedans du bourrelet brachial. Dans la moitié supérieure de chaque lobe céphalique apparaît l'œil, lequel a la forme d'un rein allongé, avec son bord convexe parallèle au bord du lobe céphalique. L'œil se développe par sa partie inférieure et externe, de manière que son bord convexe et son bord inférieur sont déjà fortement marqués, alors qu'à sa partie supérieure il se différencie seulement peu à peu du lobe céphalique. En dessous et en dedans, l'œil est embrassé par un sillon large et assez profond, dont la lèvre interne formera plus tard un pli saillant. J'appellerai ce sillon et ce pli, sillon et pli *périoculaires*. Le pli périoculaire ne divise pas réellement le lobe céphalique en une moitié postérieure et une moitié antérieure, comme le croyait Köl liker; il est limité seulement au pourtour de l'œil.

Du côté de leur sommet, les deux lobes céphaliques passent insensiblement dans la portion de l'aire embryonnaire située sur la ligne médiane et qui les sépareit aux stades antérieurs, alors que leurs sommets étaient mieux limités qu'ils ne le sont maintenant.

Dans le bourrelet brachial, qui embrasse maintenant les lobes céphaliques, sa branche montante s'étant étendue en haut, on distingue des petits mamelons saillants qui correspondent à chacun des bras, et qui sont au nombre de dix. Les plus rapprochés de la ligne médiane forment les bras de la quatrième paire; puis en dehors, en allant de chaque côté, on trouve les ébauches des bras tentaculaires, puis des bras de la troisième et de la deuxième paire; les ébauches des bras de la première paire sont situées en avant, de chaque côté de l'œil. L'ordre des bras est le même qu'il sera chez l'adulte; il n'y a pas d'interversion, comme le croyait Kölliker, ainsi que l'a déjà fait remarquer Bobretzky pour le Calmar.

L'aire centrale a pris un aspect spécial; le repli palléal qui l'entourait est devenu plus large et forme un écusson pentagonal à sommet inférieur. Sur la ligne médiane, l'épaississement en point d'exclamation est maintenant nettement compris dans le repli palléal. Le repli palléal tend à prendre la forme d'un T, dont la branche verticale représenterait son insertion sur le blastoderme, la branche transversale correspondant à deux replis qui se forment bientôt, et dont l'un, l'interne, se refermera au-dessus de l'épithélium coquillier, en formant le sac de la coquille, tandis que l'autre, l'externe, deviendra le repli du manteau qui circonscrit la cavité palléale (le repli externe se forme un plus tard que l'interne).

Les épaississements latéraux *ep. s.*, peu nets au stade précédent, ont fait place à des parties bien distinctes. On trouve d'abord de chaque côté de l'écusson palléal les branchies *br*, puis, en dehors d'elles, un épaississement qui entoure à la fois les branchies et le manteau, et dans lequel on distingue une branche montante et une branche horizontale, réunies entre elles par une courbure. La branche montante représente la

base de l'entonnoir, *sp*, la branche horizontale fournira le muscle rétracteur du siphon *mr*.

Les replis tubaires du siphon apparaissent, pour le moment, comme deux épaississements linéaires, *so*, isolés l'un de l'autre, et des autres parties de l'entonnoir.

Enfin, entre les replis tubaires et l'angle inférieur du lobe céphalique, on distingue un épaississement circulaire qui est formé par l'otocyste.

L'embryon, que nous décrirons le dernier (fig. 47), diffère peu du précédent; cependant ses lobes céphaliques et son manteau se soulèvent déjà un peu sur le vitellus, et son diamètre transversal a diminué en raison même de ce mouvement. Sur la ligne médiane, en haut, entre les deux lobes céphaliques, on voit une dépression circulaire qui représente le commencement de l'invagination du *stomodæum*. Les yeux sont plus arrondis, leurs bords se sont relevés et marchent au-devant les uns des autres; ils laissent entre eux une fente allongée. Les replis tubaires de l'entonnoir se sont soudés à l'angle de réunion du repli de la base de l'entonnoir et du muscle rétracteur. Ils se sont réunis l'un à l'autre sur la ligne médiane, bien qu'ils restent moins marqués en ce point. L'otocyste a contracté des rapports spéciaux avec l'entonnoir: elle s'est placée à l'angle externe des replis de la base et des replis tubaires, et elle a alors la forme d'une petite fossette hémisphérique entourée d'un rebord mince saillant. Les branchies sont déjà mamelonnées; sur la ligne médiane, entre le siphon et les branchies, on trouve un petit tubercule saillant, dû à un épaississement particulier, qui correspond à l'organe assez énigmatique que l'on trouve dans l'entonnoir, et que l'on appelle, du nom de celui qui l'a découvert, *organe de Muller*.

Il faut faire remarquer ici quelques cas où la position de l'embryon par rapport à l'œuf est assez anormale. La position qui m'a paru la plus fréquente et que j'incline à regarder comme la normale, est la suivante: l'axe de l'embryon passe à peu près par un méridien de l'œuf, le sommet de ce dernier étant

situé juste au-dessus de l'écusson palléal ; par conséquent toute la portion inférieure de l'embryon descend plus bas d'un côté de l'œuf, que ne le fait la portion buccale de l'autre côté, puisque le centre de l'embryon ne se trouve pas au pôle de l'œuf, mais un peu au-dessous de lui. Il peut arriver d'autres fois que, son axe étant toujours vertical, l'embryon atteint seulement le pôle aigu de l'œuf par son bord supérieur ; dans ce cas il ne coiffe plus le sommet de l'œuf, mais est situé tout entier sur un de ses côtés. Enfin le sommet de l'œuf, au lieu d'être sur la ligne médiane de l'embryon, peut se trouver au milieu d'un lobe céphalique, par exemple, de sorte que l'embryon coiffe l'œuf d'une manière asymétrique. D'autres fois l'axe de l'embryon est disposé suivant un cercle de latitude, alors le lobe céphalique droit par exemple touche le pôle aigu de l'œuf, tandis que le lobe céphalique gauche atteint le pôle mousse. Enfin il est des cas, assez rares il est vrai, où l'embryon recouvre le pôle mousse (1).

Ces variations si considérables dans les rapports de l'embryon et de l'œuf semblent se produire seulement avec la formation de l'aire embryonnaire ; en effet, dans les œufs en segmentation, j'ai toujours trouvé le blastoderme situé auprès du pôle aigu de l'œuf, et jamais au pôle mousse, tandis qu'il n'est pas très rare de rencontrer à ce pôle l'embryon avancé. Il est donc probable que ces variations tiennent à des modifications dans l'accroissement de l'aire embryonnaire. On comprend en même temps combien il devient difficile de décider, en présence de telles variations, si l'axe du blastoderme en voie de segmentation se maintient le même dans la formation de l'aire

(1) Il est intéressant d'indiquer ici que l'on a noté dans d'autres animaux, une certaine variabilité dans la position de l'axe de l'embryon par rapport à l'axe de l'œuf. Ainsi, chez la Poule, Mathias Duval a montré (*Ann. des sc. nat., Zool.*, 1885) que le corps du petit poulet est d'habitude dirigé perpendiculairement sur le grand axe de l'œuf, le côté gauche regardant le gros bout de l'œuf. Mais il peut aussi être quelquefois légèrement oblique sur cet axe, et d'autres fois même renversé, c'est-à-dire le côté droit tourné vers le gros bout de l'œuf. Chez la Poule, la position de l'embryon paraît plus stable que chez la Seiche.

embryonnaire. Un certain nombre de coïncidences entre la position du blastoderme, et la position des embryons qui m'a paru la plus fréquente, me le font penser, mais on voit que cette opinion n'est pas prouvée d'une manière certaine.

Nous étudierons maintenant sur des coupes la constitution de l'embryon aux différents moments de son évolution que nous venons de décrire.

L'aire embryonnaire est formée, comme on a vu, par un accroissement du bourrelet que forme le bord du blastoderme. Par suite de cet accroissement, les éléments de ce bourrelet se disposent suivant deux couches parfaitement distinctes, l'une supérieure, l'ectoderme, et l'autre inférieure, le mésoderme. La figure 50 représente la moitié d'une coupe transversale passant par le milieu d'un embryon à peu près semblable à celui de la figure 44, dans lequel toutefois la tache coquillière n'était pas encore apparue. Sur cette coupe les feuillettes présentent les dispositions suivantes :

L'ectoderme forme une couche de cellules aussi hautes que larges, au niveau de l'aire centrale. Dans cette partie de l'embryon il n'y a pas de mésoderme, et l'ectoderme repose directement sur la membrane périvitelline. En *m* on remarque un léger soulèvement qui correspond au rebord circulaire de l'aire centrale, et au niveau duquel l'ectoderme se continue avec les mêmes caractères que ci-dessus, mais plus en dehors, il se montre composé de cellules plus hautes et plus larges, ce qui lui donne en ces points, *ep. c*, une plus grande épaisseur. Cette région correspond aux futurs lobes céphaliques. En dehors d'elle, l'ectoderme devient de plus en plus mince et se compose de cellules basses, qui passent finalement dans un épithélium aplati, lequel fait partie du sac vitellin externe.

Le mésoderme forme une couche de cellules aplaties, disposées longitudinalement entre l'ectoderme et la membrane périvitelline. Ces cellules forment généralement une seule assise qui s'étend depuis le pourtour du cercle central jusqu'à la périphérie, cependant vers le rebord du cercle central *m*, elles sont quelquefois disposées sur plusieurs rangs, et ce sont elles qui,

par leur présence, déterminent le soulèvement de ce rebord.

La membrane périvitelline *mpv* est partout continue sous le blastoderme, elle forme une lame très mince qui se distingue surtout grâce à la présence des noyaux qu'elle renferme. Ces derniers sont assez volumineux, et en général fortement colorés. Ils commencent à ce moment à présenter des déformations considérables, leur surface se couvrant de protubérances et de bosselures; mais ces déformations, qui seront si fréquentes dans les stades ultérieurs, sont encore rares, et la forme des noyaux de la membrane périvitelline est encore assez régulièrement ovale. Ces déformations des noyaux paraissent liées à la reproduction des noyaux, et elles sont dues à une sorte de bourgeonnement.

A mesure que les différenciations de l'aire embryonnaire s'opèrent, on note dans la disposition des feuillettes des changements importants.

La coupe 51 est faite sur un embryon semblable à celui de la figure 45 et passe transversalement par la tache coquillière et la partie inférieure des lobes céphaliques. En allant du bord au milieu de l'embryon, on rencontre d'abord un ectoderme formé de cellules aplaties qui appartiennent au sac vitellin externe *a. ex*; puis les cellules ectodermiques deviennent plus hautes et prennent une forme cylindrique, c'est le bord de l'aire embryonnaire, lequel passe peu à peu dans le lobe céphalique. A ce niveau (bord externe du lobe céphalique) les cellules commencent à se disposer sur deux rangs, en se divisant non pas franchement en travers, mais obliquement, de telle façon que des deux cellules nouvellement formées, toutes deux aient bien leurs extrémités sur la face externe et sur la face interne de l'ectoderme; mais l'une a sa base tournée en bas vers la face interne et son sommet vers la face externe, et l'autre cellule est placée en sens inverse. Il en résulte que les noyaux se placent suivant des hauteurs différentes, et forment deux ou trois rangées superposées. Cette portion de l'ectoderme est suivie de cellules cylindriques hautes, mais qui ne présentent pas de tendance à se disposer

en plusieurs couches, et dont les noyaux forment une seule rangée; ces cellules correspondent au centre plus clair du lobe céphalique; elles sont suivies par un nouvel épaississement de l'ectoderme faisant partie du bord interne du lobe céphalique, et dont les caractères sont semblables à celui du bord externe. Passé ce dernier, l'ectoderme redevient mince, et formé de cellules presque aussi larges que hautes, et se continue ainsi jusque vers le bord de l'aire centrale. A ce niveau il passe dans des cellules qui deviennent de plus en plus hautes, jusqu'au centre de l'aire, où elles forment un épaississement marqué, dans lequel les noyaux sont disposés suivant plusieurs rangées. Cet épaississement correspond à la tache sombre que nous avons notée dans l'aire centrale. Dans toute l'aire centrale, l'ectoderme est comme auparavant en contact direct avec la membrane périvitelline, il n'y a pas de mésoderme.

Le mésoderme présente les mêmes dispositions qu'au stade précédent, toutefois il semble encore plus mince qu'auparavant dans les points où l'ectoderme est épaissi; au-dessous des lobes céphaliques, ses cellules sont très rares et forment à peine une couche continue; elles sont plus nombreuses vers le milieu du lobe. Enfin au pourtour de l'aire coquillière, elles forment une couche plus épaisse et plus serrée, laquelle est en rapport avec la formation prochaine des replis palléaux.

La figure 52 représente une coupe longitudinale médiane d'un embryon du même âge, qui nous permettra de compléter nos idées sur la disposition des feuilletts à ce stade. La partie *a. ex* correspond au rebord inférieur de l'embryon. En ce point l'ectoderme est bas (cellules aussi larges que hautes) et se continue de la sorte jusque vers l'épaississement en point d'exclamation. On voit qu'en ce point il présente un épaississement notable, dû à des cellules très hautes *ep. m.*, disposées sur un seul rang. Puis l'ectoderme redevient bas et passe dans l'aire coquillière, reconnaissable à l'absence du mésoderme. Dans la partie inférieure de cette dernière les cellules de l'ectoderme sont cylindriques; elles deviennent de plus en plus

hautes jusque vers le point qui correspond à la tache coquillière, laquelle est située comme on sait à la partie supérieure de l'aire coquillière. Au delà de l'aire coquillière l'ectoderme se continue, sans changements importants, sous la forme d'une couche de cellules basses, jusque vers le bord supérieur de l'embryon. Le mésoderme présente quelques dispositions intéressantes. Dans le bord inférieur de la coupe, il est disposé en une couche mince comme à l'ordinaire, mais en avant de l'épaississement ectodermique en point d'exclamation, il est formé d'un amas assez épais *ams* de grosses cellules à noyaux parfaitement sphériques et pourvues d'un corps protoplasmique assez volumineux. L'aspect de ces cellules et leur grosseur les font distinguer aisément du reste du mésoderme. L'amas qu'elles forment se retrouve depuis le moment de la formation de l'aire embryonnaire jusque dans les embryons, tel que celui représenté figure 46. La position de ces cellules, jointe à tous leurs caractères particuliers, fait supposer qu'elles constituent dans le mésoderme un groupe spécial. En effet, elles occupent cette partie du corps dans laquelle se formeront plus tard le tube digestif et les organes qui l'environnent, c'est-à-dire les reins, le système vasculaire central, etc. Je ne veux pas dire que ces cellules servent à former ces organes, cela n'est pas certain, mais elles peuvent être en relations lointaines avec leur formation, et la préparer en quelque sorte.

Au-dessous de l'épaississement en point d'exclamation, le mésoderme présente ses caractères habituels, il manque dans l'aire coquillière, et au delà de cette dernière forme un léger épaississement. Il s'étend ensuite en une couche mince dans la partie qui correspond au milieu de la portion antérieure comprise entre les lobes céphaliques.

Pour résumer la disposition des feuilletts dans un embryon tel que celui de la figure 45, on peut dire que l'ectoderme forme un seul plan de cellules peu élevées sur les bords de l'embryon, mais qui deviennent plus hautes au niveau de l'aire coquillière, de l'épaississement en forme de point d'ex-

clamation, et dans les bords des lobes céphaliques, où l'ectoderme tend à devenir pluristratifié. Le mésoderme, plus épais autour de l'aire coquillière, forme dans le reste de l'embryon une couche mince à peu près égale partout d'épaisseur, sauf au-dessous de l'épaississement en point d'exclamation, où il forme un amas d'allures spéciales.

Les coupes 53 se rapportent à un embryon intermédiaire entre ceux des figures 46 et 47, elles sont transversales. La première, *a*, passe au niveau de l'épaississement médian en point d'exclamation et de l'otocyste. Son bord représente la coupe de l'épaississement duquel naissent les bras *bb*. L'ectoderme en ce point est en voie de prolifération active, surtout dans la partie la plus externe, où il présente plusieurs rangs de noyaux superposés, plus loin il devient mince et unistratifié, et enfin passe dans un épaississement *epc*, qui répond à l'angle inférieur du lobe céphalique, et dans lequel on trouve plusieurs rangs de noyaux. Cette disposition est due à la prolifération très active des cellules du lobe céphalique que nous avons déjà vu s'indiquer au stade précédent. Ensuite de cette prolifération le corps protoplasmique des cellules diminue considérablement, il devient difficile de séparer les différentes cellules les unes des autres, et l'ectoderme, au lieu de présenter la disposition d'un épithélium plus ou moins haut, se montre comme une couche épaisse de noyaux étroitement serrés les uns contre les autres, dont les figures 49 et 54 peuvent donner une idée. Vers la surface seulement on retrouve assez aisément les limites des cellules qui le composent. En dedans du lobe céphalique, on trouve l'otocyste *ot*, qui se présente à ce moment comme une simple plaque unie de cellules cylindriques hautes, disposées sur un seul rang. En dedans de l'otocyste, on rencontre un épaississement ectodermique *so*, qui correspond à la base du siphon, et sur lequel nous reviendrons plus loin. Au delà l'ectoderme se continue sous la forme d'un revêtement simple de cellules basses, qui s'étend depuis la base du siphon jusqu'au voisinage de la ligne médiane où il se continue avec les cellules hautes de l'épaississement en

point d'exclamation, *epm*, qui s'infléchissent sur la ligne médiane en formant une légère gouttière.

Dans cette coupe le mésoderme est assez rare au-dessous de l'otocyste et du lobe céphalique. La membrane périvitelline ne présente rien de particulier.

La coupe suivante, *b*, passe par le milieu de l'aire coquillière et des lobes céphaliques. Le rebord brachial ne présente rien de particulier; le lobe céphalique, qui est coupé dans sa plus grande largeur, se montre comme un épaississement à noyaux pluristratifiés. Puis l'ectoderme est bas, jusqu'au niveau de l'aire centrale dont les cellules sont devenues toutes égales en hauteur, tandis que jusqu'ici elles étaient plus élevées à la partie supérieure, *tache coquillière*, et plus basses dans le reste de l'aire. Le mésoderme est particulièrement rare au-dessous de l'ectoderme du lobe céphalique, ce qui peut tenir à ce que son développement dans cette partie n'a pas été suffisant pour répondre à l'augmentation des surfaces résultant de l'accroissement général.

La coupe *c* passe en dessus de l'aire coquillière et par le milieu de l'œil. On rencontre en allant de dehors en dedans l'épaississement ectodermique du rebord brachial, puis une couche ectodermique pluristratifiée *ep. c*, qui appartient à la partie du lobe céphalique comprise entre le bord de l'embryon et l'œil; un peu avant d'atteindre l'œil, l'ectoderme forme une simple couche de cellules basses, qui se soulève un peu, puis s'infléchit brusquement pour se relier au bord externe de l'œil. Ce dernier, *æ*, a une forme légèrement bombée, il se compose de cellules très hautes et très minces, dont les noyaux pour trouver place ont dû se placer à diverses hauteurs. Son bord externe est plus développé que son bord interne, lequel passe peu à peu sans présenter d'inflexion bien marquée dans un ectoderme bas, qui appartient au sillon périoculaire. Au delà on trouve un épaississement ectodermique formé par la portion interne du lobe céphalique. En dedans de ce dernier, c'est-à-dire dans la portion qui correspond à l'espace situé en dessus de l'écusson palléal, on trouve un ectoderme bas. Le

mésoderme présente dans cette coupe des dispositions importantes à noter, parce qu'elles sont en rapport avec la formation de certains replis qui vont jouer un grand rôle dans la constitution des organes. Ainsi on trouve un *coin* mésodermique vers le bord externe de l'œil, qui soulève peu à peu ce bord, et va former la lèvre externe de la coupe oculaire; de même vers le bord interne, bien que d'une façon moins marquée encore.

Ainsi, dans un embryon tel que celui de la figure 46, l'ectoderme forme des épaissements dans toute l'étendue des lobes céphaliques, sauf la région de l'œil; dans la portion médiane supérieure située entre les lobes céphaliques, dans la région de la base de l'entonnoir et enfin sur le bord externe de l'aire embryonnaire qui constitue le bourrelet brachial. Au niveau de l'otocyste et de l'œil, il forme un épithélium sensoriel particulier. Dans la région palléale, il forme l'épithélium coquillier et l'épaississement spécial en point d'exclamation. Les replis palléaux et les autres parties du corps qui ne sont pas comprises dans l'énumération ci-dessus possèdent un ectoderme disposé en une simple couche de revêtement.

Telle est la disposition grossière, macroscopique pour ainsi dire de l'ectoderme; mais lorsqu'on l'étudie de plus près, on voit que ce feuillet présente avec le mésoderme des rapports particuliers, et d'une importance considérable. En effet, dans certains points du corps, on ne peut établir aucune limite entre ces deux feuillets, et l'on peut dire qu'ils passent l'un dans l'autre. Cela arrive principalement dans les points où l'ectoderme présente des épaissements, et dans le pourtour de l'œil. Nous étudierons quelques cas d'une manière spéciale.

Dans la plupart des coupes, l'ectoderme de la lèvre externe de l'œil est nettement distinct du mésoderme sous-jacent, comme on le voit dans la figure 53, *c*; mais dans d'autres coupes du même embryon, on voit souvent une ou deux cellules de l'ectoderme proliférer, dépasser la limite inférieure de ce feuillet et passer dans le mésoderme. C'est ce que

montre la figure 48. Au point *n*, l'ectoderme composé de part et d'autre de ce point de cellules disposées sur un seul rang présente deux ou trois noyaux superposés, et une cellule *cpn* en voie de division avancée; les cellules du point *n* sont communes pour ainsi dire à l'ectoderme et au mésoderme. En outre, dans cette figure, l'amas cellulaire *mes* est assez bien distinct du mésoderme sous-jacent *mes'*, de sorte qu'il paraît avoir été fourni tout entier par une prolifération ectodermique comme celle que l'on voit se faire dans son bord. Des exemples de prolifération ectodermique tels que celui-ci, se voient souvent sur des embryons de cet âge, mais cette prolifération se fait toujours aux dépens de quelques cellules seulement à la fois, qui engendrent quelques éléments qui passent dans le mésoderme, puis cette prolifération cesse en ce point, et l'ectoderme se limite alors nettement des couches profondes. Puis le même processus recommence plus loin avec la même issue. Il n'y a pas de points de prolifération spéciaux, engendrant continuellement pendant un temps plus ou moins long de nouveaux éléments, mais cette prolifération peut se faire isolément dans n'importe quel point du pourtour de l'œil.

Dans les épaisissements de la base du siphon on observe à peu près la même chose (voy. fig. 49). Là il est impossible de décider où finit le mésoderme et où commence l'ectoderme, les caractères des cellules de ces deux feuilletts sont identiques, et, comme on le voit par la figure, on ne peut douter que quelques cellules profondes ne viennent de l'ectoderme. Ainsi la cellule inférieure produite par la division de la cellule *cp* sera comprise dans le mésoderme, tandis que la cellule supérieure sa sœur restera dans l'ectoderme. La même chose se passe vers le rebord externe du bourrelet brachial.

Mais il est encore un cas particulier de prolifération de l'ectoderme que je veux signaler parce qu'il présente une importance spéciale. Dans un embryon tel que celui de la figure 47, si l'on examine les coupes des lobes céphaliques

(fig. 54), on voit que ces derniers ont une épaisseur assez considérable, et qu'ils sont formés de noyaux assez petits empilés les uns au-dessus des autres. Dans la partie profonde de l'épaississement on voit de petits groupes de ces noyaux, plus petits encore et plus colorés que ceux de la partie superficielle, qui rompent la limite inférieure de l'ectoderme, et deviennent libres au-dessous de lui. Cette prolifération se fait dans toute l'étendue des lobes céphaliques, mais en plus grande abondance vers sa partie interne, en dedans de l'œil. On peut très facilement reconnaître les éléments qu'elle engendre, à leur petite taille (comparer ces noyaux avec ceux des autres figures dessinées au même grossissement), à leur forme arrondie et à leur coloration assez intense. Or, si l'on suit ces éléments dans les stades ultérieurs, on voit qu'ils contribuent à former la majeure partie des ganglions nerveux situés dans cette région, c'est-à-dire les ganglions optiques et les ganglions cérébroïdes.

Il n'est donc pas douteux que l'ectoderme fournisse des éléments qui vont émigrer loin de lui, dans le feuillet appelé mésoderme. Cette prolifération, je l'ai constatée bien souvent, sur des embryons de différents âges, dans les points que j'ai signalés, et je rappelle que mon affirmation n'est pas basée sur des cas douteux, comme par exemple l'absence de limite tranchée entre deux feuillets d'une région, mais sur la constatation directe de la prolifération de l'un dans l'autre par l'existence de figures karoykinétiques disposées à cheval sur la limite des deux feuillets pour ainsi dire.

Il est encore un point remarquable dans l'histoire de l'ectoderme, c'est la formation de l'épithélium coquillier. Cet épithélium est produit par une transformation sur place des cellules ectodermiques de l'aire centrale, qui de basses et larges deviennent hautes et étroites. Cette modification commence à partir d'un point qui est en même temps le siège d'une prolifération active. En ce point, qui n'est autre que la tache coquillière, les cellules se divisent un grand nombre de fois parallèlement à leur hauteur en restant toujours

disposées sur un seul rang, il s'en forme ainsi un grand nombre, qui ont pour but de fournir à l'accroissement dont l'aire coquillière devient bientôt le siège, en même temps que tout l'embryon lui-même. Dans l'embryon représenté figure 47, la tache coquillière n'existe plus, ou plutôt l'épithélium *tout entier* de l'aire coquillière s'est transformé en cellules hautes, cylindriques, comme celles qui formaient la tache coquillière. La tache coquillière me semble avoir une signification morphologique particulière, et je la crois comparable à la formation que l'on a appelée la *glande coquillière*, ou tout au moins dérivée de cette dernière. En effet, la glande coquillière n'est pas autre chose que le point du corps où l'ectoderme indifférent se transforme en l'épithélium coquillier, de même que la tache coquillière est le point de départ de la transformation histologique de l'épithélium de l'aire centrale. Il est vrai que pour la glande coquillière cette transformation s'accompagne d'un processus assez compliqué, d'abord d'invagination, puis d'évagination; mais ce n'est pas là une différence capitale, car cette disposition peut tenir à des causes secondaires. On peut objecter encore que le tampon chitineux que l'on trouve dans la glande préconchylienne n'a pas de représentant dans la tache coquillière de la Seiche, cela est vrai, cependant on ne peut nier qu'il y ait une grande analogie de fonction entre la glande préconchylienne et la tache coquillière, puisque l'une aussi bien que l'autre sert à préparer, si j'ose ainsi dire, l'épithélium qui sécrètera la coquille. En outre il y a entre elles deux une réelle analogie de position; Ray Lankester ayant montré que, contrairement à quelques apparences, le sac coquillier des Céphalopodes n'a rien de commun avec la glande préconchylienne, il me semble que la tache coquillière devient le seul organe de la région palléale comparable à l'invagination préconchylienne.

Laissant de côté maintenant le rôle de l'ectoderme dans la constitution des organes des sens, et de l'épithélium de revêtement du corps, il faut revenir sur son rôle dans la formation

du mésoderme. Il fournit, par délamination de son bord, les couches profondes de la zone moyenne, *area opaca* d'Ussow, couches que l'on regardait comme représentant le mésoderme tout entier, tandis qu'elles ne constituent en réalité qu'une partie de ce dernier, puisque l'ectoderme fournit encore, par de nouvelles délaminations, des éléments qui rentreront dans le mésoderme. Les points où se font ces délaminations *secondaires* sont : 1° le pourtour de l'œil, où l'ectoderme fournit en partie le mésoderme des replis de cet organe ; 2° le siphon, où il donne naissance par prolifération à une masse dans laquelle se différencieront plus tard les muscles du siphon et le ganglion viscéral ; 3° les lobes céphaliques, où il engendre des éléments qui entreront pour la plupart dans la constitution des ganglions optiques et cérébroïdes ; 4° l'extrémité des replis brachiaux, où il fournit également des éléments destinés aux ganglions brachiaux et pédieux.

Le caractère de ces délaminations secondaires est d'être isolées et partielles, c'est-à-dire que l'on ne voit pas en une région donnée, étendue, une prolifération continue, engendrant une ébauche massive, mais, au contraire, on voit une ou deux cellules bourgeonner, envoyant dans le mésoderme pré-existant un ou deux éléments nouveaux, qui se mêlent à ceux qui existaient déjà, puis cette prolifération cesse en ce point et recommence à quelque distance. La prolifération secondaire de l'ectoderme produit les éléments de tissus bien différents, comme on l'a vu plus haut, puisqu'elle donne à la fois des masses qui deviendront musculaires, d'autres qui deviendront nerveuses.

Il résulte de tout cela que le mésoderme tel qu'il existe au début, avant les différenciations de l'aire embryonnaire, chez un embryon dans lequel la zone moyenne vient de se constituer, et le mésoderme d'embryons tels que ceux représentés dans les figures 46 et 47, ne sont pas une seule et même chose, un seul et même feuillet qui se serait accru d'une manière propre, puisque le dernier contient tout le premier, plus des matériaux qui se sont ajoutés à lui dans la suite du

développement. Il est donc déjà difficile de considérer le mésoderme comme un feuillet légitime, comparable aux deux autres feuillets; mais bien d'autres raisons encore forcent à rejeter cette opinion.

Par son mode de formation, le mésoderme des Céphalopodes présente déjà une particularité importante, en ce qu'il se forme par une délamination qui a lieu sur *toute la surface du corps*, moins une très petite partie de ce dernier, l'aire coquillière. C'est là un caractère qui l'éloigne du mésoderme des autres animaux, lequel se forme généralement dans des points limités du corps, soit à partir des lèvres du blastopore, soit aux dépens de cellules spéciales isolées de bonne heure (initiales du mésoblaste), soit, et ce dernier cas est le plus intéressant pour nous, au moyen d'une prolifération de l'ectoderme se faisant suivant deux bandes latérales du corps (*Lumbricus trapezoides* Kleinenberg). Les analogies sont si nombreuses entre le développement des Vers et celui des Mollusques, que l'on pourrait être tenté de regarder la zone moyenne (aire opaque, Ussow) du blastoderme des Céphalopodes, lieu d'origine du mésoderme, comme représentant les deux bandes germinatives d'un Ver, qui se seraient réunies en avant et en arrière, et qui, par réduction de la longueur du corps, auraient formé un cercle au lieu d'un ovale allongé qu'elles formeraient chez un Ver, leur réunion effectuée. Mais la zone moyenne n'est, comme on l'a vu, qu'un bourrelet d'accroissement destiné à former l'aire embryonnaire. Par suite, elle ne représente pas une région limitée du corps comme les bandes germinatives, mais elle constitue le corps tout entier, à l'exception de l'aire coquillière, et le mésoderme se produit sur toute sa profondeur, c'est-à-dire, en réalité, sur toute l'étendue du corps, et non pas seulement suivant des bandes spéciales. La formation du mésoderme chez les Céphalopodes s'éloigne donc de la formation de ce feuillet chez les Vers, avec laquelle elle ne présente que des ressemblances apparentes, et elle s'effectue suivant un mode qui n'avait encore été signalé chez aucun animal il y a quelques années. Mais

récemment, Sarrazin (1) a montré que, chez un Mollusque, la *Bithynia*, le feuillet moyen se forme par délamination de l'ectoderme sur toute la surface du corps, et qu'il reçoit de l'ectoderme de nouveaux éléments, par des délaminations secondaires qui se continuent pendant le cours du développement. Il en conclut que le feuillet moyen n'est pas un feuillet autonome, comparable aux feuillets primordiaux ectoderme et entoderme. C'est aussi la conclusion à laquelle nous sommes arrivés chez la Seiche. Voici donc deux cas bien nets, dans lequel le mésoderme se montre comme une production hétérogène, qui ne peut plus être considérée comme un véritable feuillet. Cela heurte de front les opinions généralement admises. Ne pouvant pas entrer dans des considérations générales à ce sujet, je me contenterai de dire que déjà on a montré que le feuillet moyen ne doit pas être considéré comme un feuillet véritable et, par conséquent, les cas relatés ci-dessus perdent beaucoup de leur apparence paradoxale. Le professeur Kleinenberg enseigne dans ses leçons et a montré dans ses recherches sur le développement des Annélides (2), que l'on peut faire dériver tous les organes d'un animal des deux feuillets primordiaux, ectoderme et entoderme, et que l'on peut se passer, dans l'embryologie, de la notion du mésoderme. Plus on avance dans la connaissance du développement, plus le nombre des organes que l'on ne peut pas faire dériver de l'ectoderme ou de l'entoderme diminue, et l'on peut espérer qu'il ne restera plus une seule partie du mésoderme que l'on ne puisse rattacher à l'un ou à l'autre de ces feuillets. Déjà des formations que l'on considérerait comme vraiment mésodermiques, il y a peu d'années, la corde dorsale et les ganglions spinaux, ont été reconnus comme venus respectivement de l'entoderme et de l'ectoderme. Je ne puis entrer plus avant dans ces explications, j'en ai dit quelques

(1) *Entwickel. der Bithynia tentaculata* (Arbeiten aus den Zool. Inst. in Würzburg, 1882, t. VI).

(2) *Die Entstehung der Anneliden aus der larve von Lopadorynchus* (Zeitschrift für Wissensch. Zool., 1886).

mots seulement pour faire voir que la conception du mésoderme, à laquelle nous a conduit l'étude de la Seiche, rentre assez bien dans le cadre de l'embryologie, et n'est pas par trop hérétique; pour des détails plus étendus sur la question générale de la nature du mésoderme, je renvoie au mémoire du professeur Kleinenberg.

Je dirai quelques mots maintenant sur la formation du tube digestif et des organes annexes, et sur l'apparition du feuillet qui leur donne naissance, auquel on a donné le nom d'entoderme. L'entoderme apparaît assez tard, et ce n'est pas là une des moindres singularités du développement des Céphalopodes, que ce feuillet, qui d'ordinaire est formé dès les premières phases du développement, ne se montre chez ces derniers qu'après que des organes comme les yeux, les premières ébauches des replis palléaux, sont déjà formés. Cette apparition tardive, en attendant toute autre explication, me permettra de désigner cet entoderme si spécial sous un nom particulier qui empêchera toute confusion. Je l'appellerai *entoderme définitif*. A un moment donné, on voit apparaître sur la ligne médiane, entre le siphon et la pointe de l'écusson palléal, une sorte de cavité ou de fossette (fig. 55), circonscrite par des cellules épithéliales hautes, cylindriques. Cette fossette est tournée du côté du vitellus, dont elle séparée par la membrane périvitelline, qui passe au-devant de son ouverture. Elle représente une portion de la future cavité digestive et de la poche du noir. De chaque côté de cette cavité, à droite et à gauche, se développe une lame de cellules qui formera, en reployant ses bords, un tube clos qui n'est autre chose qu'un diverticule hépatique. Au début, les cellules qui donneront plus tard naissance aux tubes hépatiques forment une lame absolument plane, qui, sur ses bords, passe dans les cellules du mésoderme d'une façon tellement insensible, qu'il semble que ces dernières viennent s'ajouter à elle pour augmenter son étendue. C'est l'opinion qu'a adoptée Bobretzky, et il admet que l'entoderme est engendré par des transformations sur place des cellules mésodermiques, et par l'adjonction

continue de nouvelles cellules ainsi transformées à celles qui existent déjà. Les autres auteurs qui ont étudié le développement des Céphalopodes, ont également tous admis que l'entoderme dérive du mésoderme. Je ne puis malheureusement fournir là-dessus aucune donnée positive. L'entoderme définitif apparaît chez des embryons très voisins de la forme représentée (fig. 46). Son développement s'effectue si rapidement, qu'il est extrêmement difficile d'en voir les premières phases, et personne jusqu'ici n'a eu la bonne fortune de les observer. J'ai rassemblé un certain nombre d'embryons qui, par leurs apparences extérieures, semblaient identiques et paraissaient intermédiaires à ceux dans lesquels l'entoderme n'existe pas encore et à ceux dans lesquels il est entièrement constitué, et jamais je n'ai pu observer exactement le mode de formation de ses cellules. Cependant je ferai remarquer qu'elles ont des rapports avec la membrane périvitelline; la figure 55 montre que les noyaux de cette dernière ont la même direction que les noyaux les plus inférieurs de l'entoderme, et que ces derniers sont disposés comme s'ils étaient passés de la membrane périvitelline dans la constitution de l'entoderme. En outre, le protoplasma de la membrane périvitelline semble plus ou moins directement uni avec celui des cellules entodermiques. La fossette est remplie par un protoplasma disposé en traînées plus ou moins fondues ensemble, et qui font communiquer les cellules entodermiques et la membrane périvitelline. Souvent on trouve cette fossette occupée par un noyau vitellin qui semble former le moule sur lequel se sont ordonnées les cellules entodermiques. Plusieurs observations me portaient à croire que la formation de l'entoderme définitif était due à la membrane périvitelline, mais je n'ai pas pu réunir un nombre de preuves suffisant pour cela, et je ne puis que signaler la possibilité de cette hypothèse. Laissant donc en suspens, à mon grand regret, cette importante question, je n'affirmerai rien de catégorique sur l'origine de l'entoderme définitif, mais je ferai remarquer, toutefois, que s'il est dû à des transformations des cellules du

mésoderme, comme l'ont admis tous les auteurs, il n'en est pas moins vrai que ses cellules contractent à ce moment des rapports étroits avec la membrane périvitelline, leur protoplasma entrant en communication plus ou moins directe avec celui de cette dernière, et un noyau vitellin servant d'habitude de moule pour la future cavité de l'entoderme définitif.

J'ai donné à la portion de l'entoderme qui forme le revêtement de la cavité digestive le nom d'entoderme définitif, pour la distinguer de la membrane périvitelline, à laquelle je réserve le nom d'entoderme primitif. En effet, la membrane périvitelline est formée par des éléments de segmentation qui sont absolument comparables à ceux qui forment partout ailleurs l'entoderme ; elle représente donc vraiment l'entoderme de la *Nassa*, ou celui des autres Mollusques, et, comme l'entoderme du tube digestif n'apparaît que tardivement après elle, il faut la distinguer de ce dernier et lui donner le nom d'entoderme primitif. Sa dérivation directe d'éléments spéciaux de la segmentation, sa formation précoce, et enfin ses rapports, indiquent suffisamment son importance, et sa valeur comme véritable feuillet germinatif, je ne veux pas revenir là-dessus, et je renvoie pour cela au chapitre précédent.

Bobretzky (1) considère la membrane périvitelline comme une formation secondaire, si peu importante, qu'il ne se préoccupe pas de sa présence, lorsqu'il compare l'entoderme de la *Nassa* avec celui des Céphalopodes, et il fait remarquer que la membrane périvitelline mise de côté, l'entoderme de la *Nassa* occupe par rapport au vitellus la même position que celui des Céphalopodes, et comme chez ces derniers s'étend sur une portion très limitée du vitellus. On peut objecter à Bobretzky qu'une membrane dont l'apparition est aussi précoce que l'est celle de la membrane périvitelline, ne saurait guère être une formation secondaire. De plus, nous savons que cette membrane n'est pas une simple différenciation du

(1) *Studien über die embry. Entwickl. de Gasteropoden* (Archiv. für Mikroskop. Anat., t. XIII, p. 159).

mésoderme comme le croyait cet auteur. Mais en outre la comparaison de Bobretzky me paraît pécher en un autre point. En comparant l'entoderme de la *Nassa* et celui des Céphalopodes, il compare un feuillet dont les cellules sont reconnaissables et distinctes dès les premières phases de la segmentation (l'hypoblaste de la *Nassa*), avec un feuillet dont les cellules n'apparaissent que très tard et n'ont aucun rapport direct avec les premières sphères de segmentation, puisque pour Bobretzky lui-même, l'entoderme des Céphalopodes est une différenciation de mésoderme. Par conséquent l'entoderme de la *Nassa* est primitif par rapport à l'entoderme des Céphalopodes, et il est représenté chez ces derniers par la membrane périvitelline.

Ray Lankester me semble être bien plus près de la vérité lorsqu'il compare la membrane périvitelline des Céphalopodes à la membrane qui entoure le vitellus, dans l'œuf de *Coregonus* et des autres Téléostéens, et à laquelle on a donné différents noms, parmi lesquels je rappellerai seulement celui de *périblaste*. Le périblaste des poissons osseux est une couche protoplasmique multinucléée, un véritable plasmodium, qui enveloppe le vitellus de toutes parts, formant autour de lui un sac clos, de sorte que le vitellus de nutrition est absolument isolé de l'entoderme, dont les cellules ne sont jamais en contact direct avec les substances nutritives. Il y a donc entre la membrane périvitelline des Céphalopodes et le périblaste des poissons osseux les traits suivants communs : 1° tous deux sont formés par des cellules entodermiques ; 2° leur structure est la même, (ils forment un plasmodium) ; 3° ils forment autour du vitellus un sac complètement clos ; 4° leur fonction est la même, ce sont eux qui assimilent les substances nutritives de l'œuf. Grâce à l'obligeance de mon ami le Dr Fusari qui étudiait à Messine le développement d'un téléostéen, le *Cristiceps argentatus*, j'ai pu comparer le périblaste de cet animal à la membrane périvitelline de la Seiche, et je me suis convaincu de la réalité des analogies qu'il y a entre ces deux formations, et que Ray Lankester a signalées le premier. Sans

vouloir établir des rapports plus étroits entre les Téléostéens et les Céphalopodes, ce qui serait certainement inexact, il me semble cependant que l'on peut pleinement accepter la comparaison faite par Ray Lankester, entre le périblaste des premiers et la membrane périvitelline des seconds, et les ressemblances qu'il y a entre ces deux formations s'expliquent suffisamment par cela que leurs conditions d'origine (au contact d'une masse énorme de vitellus nutritif) et de fonctionnement sont à peu près les mêmes.

### EXPLICATION DES PLANCHES.

#### PLANCHE I.

- Fig. 1. Œuf pris dans l'ovaire. Coupe longitudinale (Oc. 3, obj. 6, Ver.). — *fl*, follicule; *p*, protoplasma; *vg*, vésicule germinative; *chr*, chromatine.
- Fig. 2. Œuf pris dans l'ovaire (plus avancé que le précédent). Coupe longitudinale (Oc. 1, obj. 6, Ver.). — *l*, enveloppe lamelleuse du follicule; *gr*, membrane granuleuse du follicule; *mi*, épaissement de la lamelleuse au point où se trouvera plus tard le micropyle; *pn*, protoplasma de la vésicule germinative. Autres lettres comme dans la figure 1.
- Fig. 3. Œuf pris dans l'ovaire (plus âgé que les précédents). Coupe longitudinale (Oc. 1, obj. 6, Ver.). — Lettres avec la même signification que ci-dessus.
- Fig. 4. Œuf mûr pris dans l'ovaire; la déhiscence du follicule est prête à s'effectuer. Coupe longitudinale (Oc. 3, obj. 6, Ver.). — *ch*, chorion; *fd*, premier fuseau de direction; *vn*, vitellus nutritif.
- Fig. 5. Vitellus formatif d'un œuf mûr pris dans l'oviducte, isolé et examiné à plat (Oc. 1, obj. 0, Ver.). — *cr*, épaisissements protoplasmiques; *x*, point où se trouve le premier fuseau de direction.
- Fig. 6. Portion de cette lame protoplasmique prise au voisinage du point *x* et vue à un plus fort grossissement (Oc. 3, obj. 6, Ver.). — *cr*, épaisissements protoplasmiques; *fd*, premier fuseau de direction.
- Fig. 7. Vitellus formatif d'un œuf récemment pondu, isolé et examiné à plat (Oc. 1, obj. 6, Ver.). — *vd*, vésicules directrices; *prp*, pronucleus proximal; *prd*, pronucleus distal; *vac*, vacuoles dans le protoplasma.
- Fig. 8. Deux pronuclei superposés dessinés à part (Oc. 3, obj. 6, Ver.).

## PLANCHE II.

Fig. 9. Vitellus formatif d'un œuf récemment pondu, isolé (Oc. 1, obj. 6, Ver.). — *vd*, vésicule directrice; *prp*, pronucleus proximal; *prd*, pronucleus distal.

Fig. 10. Vitellus formatif d'un œuf récemment pondu (Oc. 1, obj. 6, Ver.). — *vac*, vacuoles dans le protoplasma; *ns*, premier noyau de segmentation; *vd*, vésicules directrices.

Fig. 11. Id., id. — *fs*, premier fuseau de segmentation.

Fig. 12. Blastoderme divisé en deux segments (Oc. 1, obj. 2, Ver.). — *αα'*, premier sillon de segmentation; *dg*, disque germinatif; *lhy*, portion hyaline du protoplasma.

Fig. 13. Blastoderme à deux segments prêt à subir une nouvelle segmentation (Oc. 3, obj. 6, Ver.). — Les fuseaux *f* sont légèrement obliques par rapport à *αα'*.

Fig. 14. Noyau nouvellement formé. Les taches polaires *ac* sont encore assez rapprochées l'une de l'autre (Oc. 2, obj. J. à immers. dans l'eau, Zeiss).

Fig. 15. Id., id. — Les taches polaires appliquées contre le noyau ont commencé leur mouvement de translation autour de lui.

## PLANCHE III.

Fig. 16. Blastoderme à quatre segments au repos (Oc. 1, obj. 2, Ver.). — *αα'*, premier sillon; *β*, second sillon.

Fig. 17. Blastoderme à huit segments. La division des segments supérieurs va commencer (Oc. 1, obj. 2, Ver.). — *γ*, sillon de troisième ordre.

Fig. 18. Blastoderme à seize segments au repos. — *δ*, sillons de quatrième ordre; *bm*, blastomères; *bc*, blastocones.

Fig. 19. Blastoderme à vingt-huit segments. Procède du dédoublement d'un blastoderme tel que le précédent, dans lequel les deux blastomères et les deux blastocones inférieurs ne se sont pas divisés. — *ε*, sillons de cinquième ordre.

Fig. 20. Noyau jeune. — Les taches polaires *ac* se sont placées aux pôles opposés d'un même diamètre (Oc., obj. J. Zeiss).

Fig. 21. Noyau adulte. Les taches polaires ont presque disparu (Oc. 2, obj. J. Zeiss).

Fig. 22. Noyau adulte. Les taches polaires s'écartent légèrement du noyau (Oc. 2, obj. J. Zeiss).

Fig. 23. Apparition du fuseau *f* autour du noyau *n*.

Fig. 24. Formation des noyaux fils *nf* par coalescence des fils chromatiques des zones latérales (Oc. 3, obj. 9 à immers., Ver.).

## PLANCHE IV.

- Fig. 25. Blastoderme à trente-deux segments. La division recommence dans la partie supérieure du blastoderme (Oc. 1, obj. 2, Ver.). —  $\mu$   $\nu$   $\sigma$ , blastomères du groupe inférieur;  $\pi$ , blastocone du groupe inférieur.
- Fig. 26. Blastoderme à soixante segments. Résulte du dédoublement du précédent, moins quatre blastomères  $\mu$  et  $\nu$  du groupe inférieur, qui ne sont pas encore divisés. —  $s$ , sillon oblique dans le blastocone supérieur gauche.
- Fig. 27. Formation des noyaux fils par coalescence des fils chromatiques (Oc. 2, obj. J. Zeiss).
- Fig. 28. Fuseau avec les zones latérales des filaments chromatiques (Oc. 3, obj. 9, imm., Ver.).
- Fig. 29. Un noyau très jeune isolé (Oc. 3, obj. 9, imm., Ver.).
- Fig. 30. Noyau nouvellement formé. Les taches polaires  $ac$  arrivent à son contact (Oc. 3, obj. 9, imm., Ver.).
- Fig. 31. Noyaux très jeunes, à la phase qui suit celle représentée figure 27 (Oc. 2, obj. J. Zeiss).

## PLANCHE V.

- Fig. 32. Blastoderme à cent douze segments résultant du dédoublement d'un blastoderme à soixante-quatre segments, moins tous les éléments du groupe inférieur qui ne se sont pas divisés. La division des éléments de ce groupe commence dans les blastocones et les blastomères  $\pi$ , les plus inférieurs. —  $in$ , intervalles qui apparaissent entre les blastocones.
- Fig. 33. Blastoderme vers la fin de la segmentation. —  $bc$ , blastocones;  $lhy$ , lame hyaline;  $nm$ , groupe de petits blastomères.
- Fig. 34. Coupe transversale passant par le milieu d'un blastoderme semblable à celui de la figure 35. —  $c$ , centre du blastoderme;  $zm$ , zone moyenne;  $mpv$ , membrane périvitelline (Oc. 1, obj. 2, Ver.).

## PLANCHE VI.

- Fig. 35. Blastoderme montrant la formation de la zone moyenne (Oc. 1, obj. 2, Ver.). —  $bcd$ , blastocones divisés;  $nv$ , noyaux vitellins libres résultant de la division des blastocones.
- Fig. 36. Bord d'un blastoderme semblable à celui de la figure 33 (Oc. 3, obj. 6, Ver.). —  $fv$ , fuseaux verticaux qui produiront des cellules profondes;  $ob$ , fuseau oblique;  $zm$ , zone moyenne.
- Fig. 37. Bord du blastoderme après la disparition des blastocones. —  $nv$ , noyaux vitellins;  $lhy$ , lame hyaline;  $zm$ , zone moyenne.

## PLANCHE VII.

- Fig. 38. Bord du blastoderme après la disparition des blastocones. — *zm*, zone moyenne; *lhy*, lame hyaline; *nv*, noyaux vitellins (Oc. 3, obj. 6, Ver.).
- Fig. 39. Un noyau vitellin dans la lame hyaline. — *pr*, protoplasma périnucléaire; *n*, noyau (Oc. 3, obj. 6, Ver.).
- Fig. 40. Coupe du bord du blastoderme au moment de la formation de la membrane périvitelline. — *bl*, blastoderme; *mpv*, membrane périvitelline placée dans le prolongement du blastoderme (Oc. 3, obj. 6, Ver.).
- Fig. 41. Id. La membrane périvitelline commence à s'enfoncer sous le blastoderme (Oc. 3, obj. 6, Ver.).
- Fig. 42 et 43. La membrane périvitelline est recouverte par le bord du blastoderme. — *vn*, vitellus nutritif (Oc. 1, obj. 6, Ver.).
- Fig. 44. Jeune embryon vu de face (Oc. 0, obj. 1, Ver.), réduit de moitié. — *aex*, aire extra-embryonnaire (sac vitellin externe); *a.emb*, aire embryonnaire; *gl.ch*, glande coquillière; *ep.m*, épaissement médian.
- Fig. 45. Embryon plus âgé, id., id.; mêmes lettres que ci-dessus; en outre, *ep.c*, épaisissements céphaliques; *eps*, épaissement d'où naîtront l'entonnoir et les branchies; *bb*, bourrelet brachial.
- Fig. 46. Embryon plus âgé, id., id.; mêmes lettres que ci-dessus; en outre, *bb*, 1, etc., bras nos 1 à 5; *æ*, œil; *plo*, pli périoculaire; *m*, manteau; *ot*, otocystes; *sp*, siphon postérieur (base de l'entonnoir); *sa*, siphon antérieur (tube de l'entonnoir); *br*, branchies.
- Fig. 47. Embryon un peu plus âgé que le précédent. Mêmes lettres. — *mr*, muscle rétracteur du siphon; *bo*, bouche.
- Fig. 48. Coupe du bord externe de l'œil d'un embryon semblable à celui de la figure 46. — *ect*, ectoderme; *mes*, coin mésodermique qui formera le rebord saillant de la cupule oculaire; *mes'*, mésoderme général du corps; *cp*, cellule ectodermique en voie de prolifération dans le mésoderme; *n*, point où l'ectoderme et le mésoderme sont en continuité (Oc. 3, obj. 6, Ver.).
- Fig. 49. Coupe de l'épaissement ectodermique au voisinage du siphon antérieur dans un embryon identique au précédent. — *cp*, cellule ectodermique proliférant dans le mésoderme. Mêmes lettres que ci-dessus (Oc. 3, obj. 6, Ver.).

## PLANCHE VIII.

- Fig. 50. Coupe médiane transversale d'un embryon tel que celui de la figure 44 (Oc. 3, obj. 6, Ver.). — *a.ic*, aire coquillière; *m*, manteau; *ep.c*, épaissement céphalique; *mpv*, membrane périvitelline; *a.ex*, aire extra-embryonnaire. La flèche à cheval sur la coupe indique le milieu du blastoderme.
- Fig. 51. Coupe médiane transversale d'un embryon semblable à celui de la figure 45 (Oc. 1, obj. 6, Ver.).

Fig. 52. Coupe médiane longitudinale d'un embryon du même âge que le précédent (Oc. 1, obj. 6, Ver.). Mêmes lettres que ci-dessus. — En outre, *sa*, siphon antérieur; *ams*, amas mésodermique; *epm*, épaissement médian.

Fig. 53 *a*. Coupe transversale d'un embryon semblable à celui de la figure 46, passant par les deux otocystes (Oc. 1, obj. 2, Ver.). — *bb*, bourrelet brachial; *ot*, otocyste. Autres lettres comme ci-dessus.

Fig. 53 *b*. Coupe transversale du même embryon passant par le milieu de l'aire coquillière; *sp*, siphon postérieur.

Fig. 53 *c*. Coupe transversale du même passant par les deux yeux. — *œ*, œil; *plo*, pli périoculaire. Les flèches indiquent le milieu du blastoderme.

Fig. 54. Coupe de l'épaississement céphalique d'un embryon du même âge que celui de la figure 47 (Oc. 3, obj. 6, Ver.). — *ect*, ectoderme; *mes*, mésoderme; *prol*, prolifération de l'ectoderme dans le mésoderme.

Fig. 55. Coupe longitudinale médiane d'un embryon à peu près du même âge que celui de la figure 46 (Oc. 3, obj. 6, Ver.). — *ect*, ectoderme; *mes*, mésoderme; *ent*, entoderme définitif; *nv*, noyaux vitellins; *mpv*, membrane périvitelline.

Vu et approuvé. Paris, le 21 décembre 1887.

*Le Doyen de la Faculté des sciences,*

E. HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer, le 21 décembre 1887.

*Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,*

GRÉARD.

# DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

BOTANIQUE. — Développement de l'embryon chez les Phanérogames.

GÉOLOGIE. — Principaux phénomènes de la période quaternaire.

Vu et approuvé. Paris, le 21 décembre 1887.

*Le Doyen de la Faculté des sciences,*

E. HÉBERT.

Vu et permis d'imprimer, le 21 décembre 1887.

*Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,*

GRÉARD.







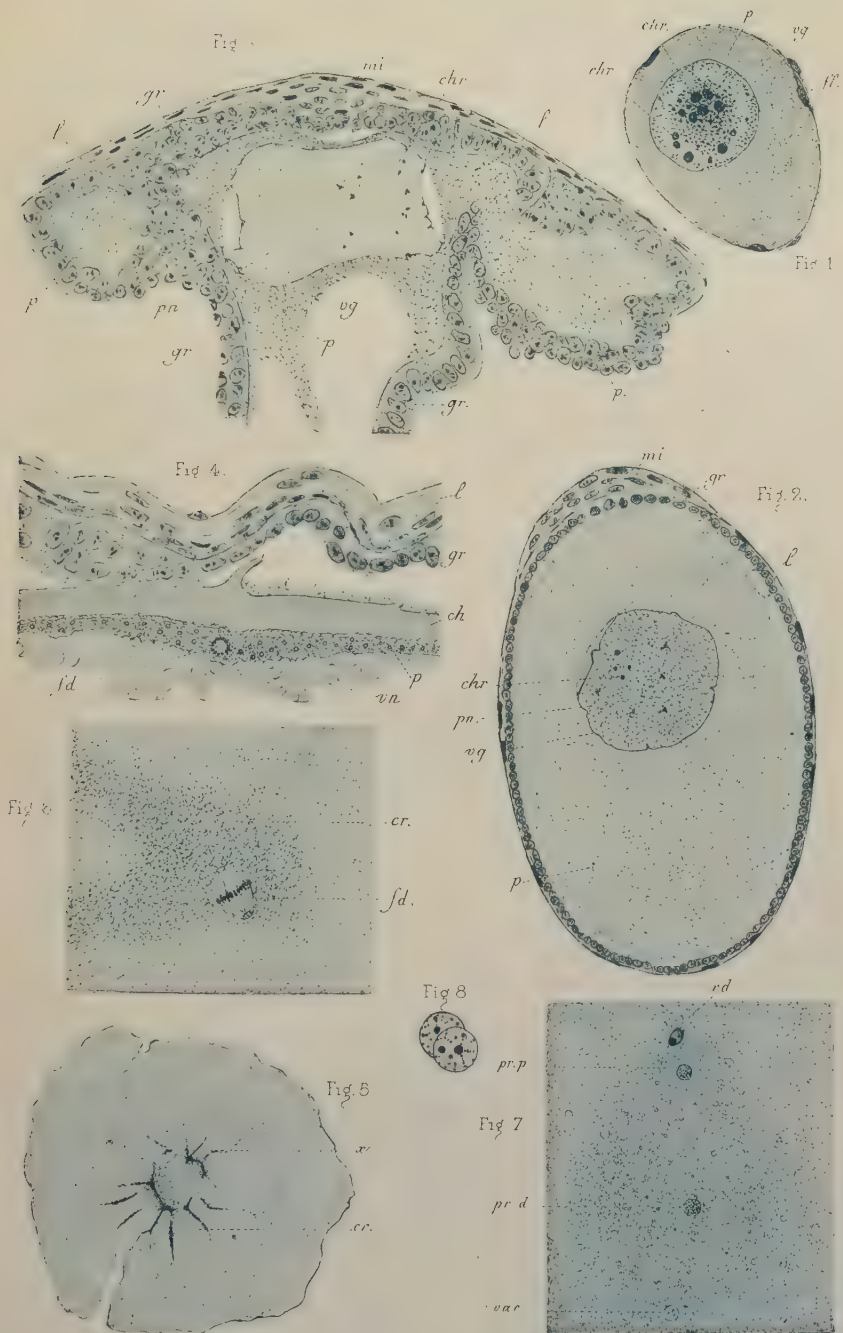




Fig 9

rd

Fig 10

rd

pr p

pr d

vac

rd

Fig 11

$\alpha$

vd

Fig 12

$\alpha$

dg

rd

l hy.

Fig 14.

ac

Fig 13

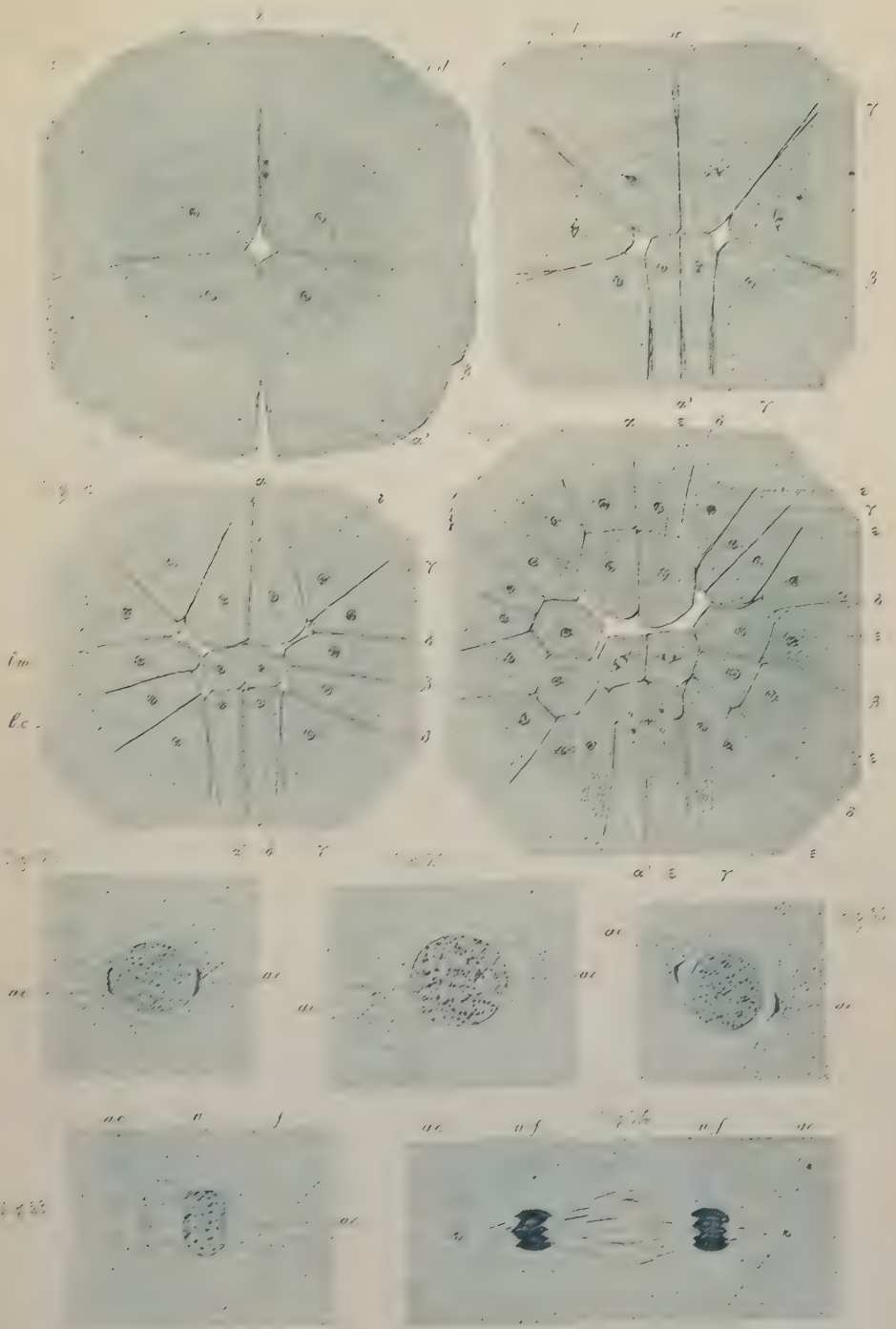
$\alpha'$

ac

Fig 15.

ac





L. Mollon, del

Paris, chez J. B. Baillière, 1845

Développement de la Seiche



Fig 25

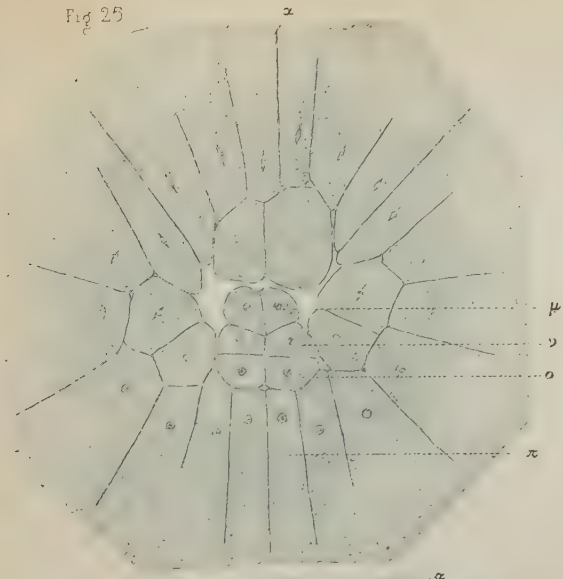


Fig 27

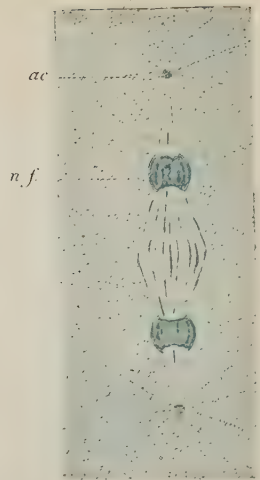


Fig 26

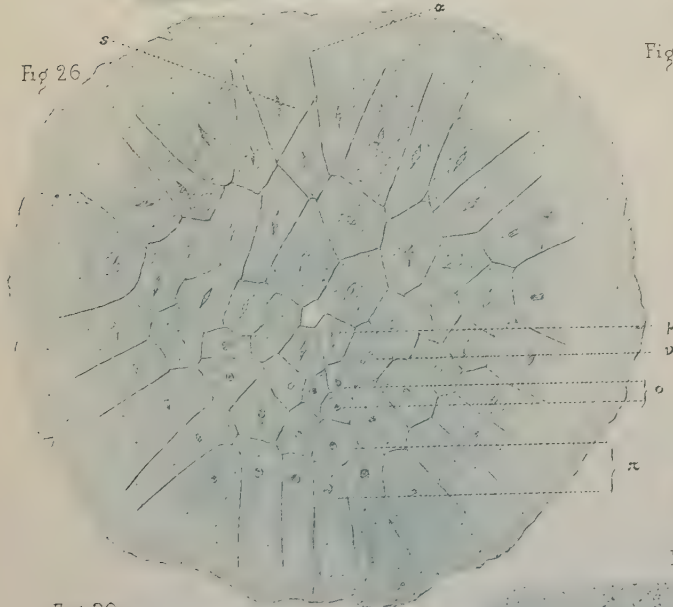


Fig 28



Fig 29



Fig 31

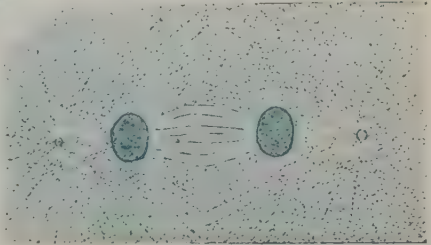
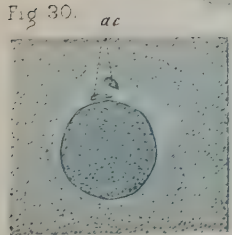


Fig 30



L. Vialleton, del.

Héotypie N. Quinsac & G. Bagué Paris

Développement de la Seiche



Fig. 32

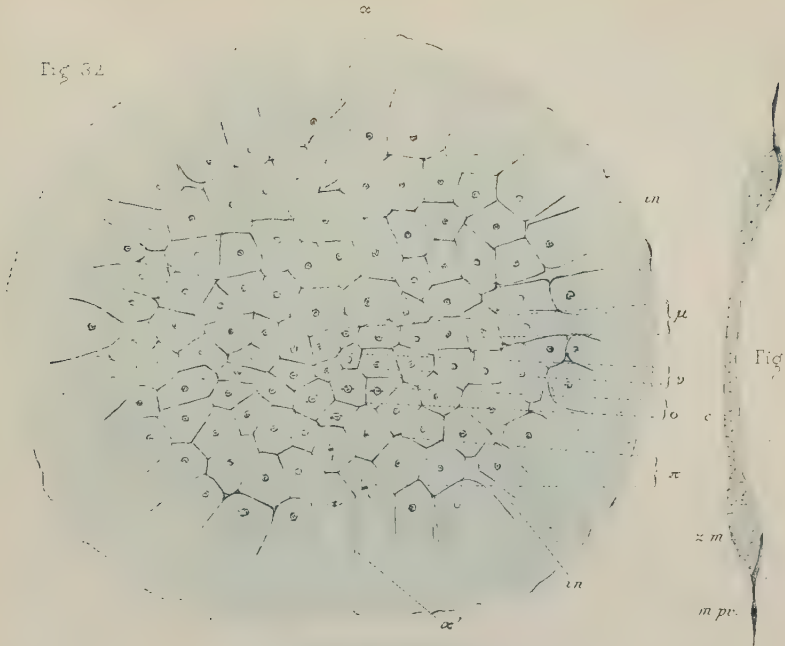
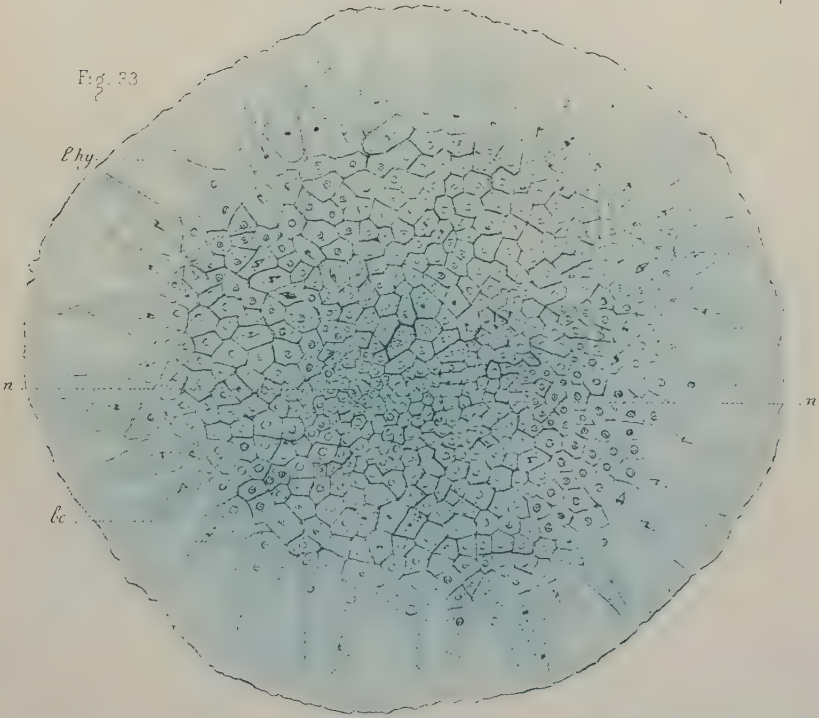


Fig. 34.

Fig. 33



L. Vialleton, del.

Hénotype, J. Quinsac & G. Baqué, Paris.

### Développement de la Seiche



Fig 35

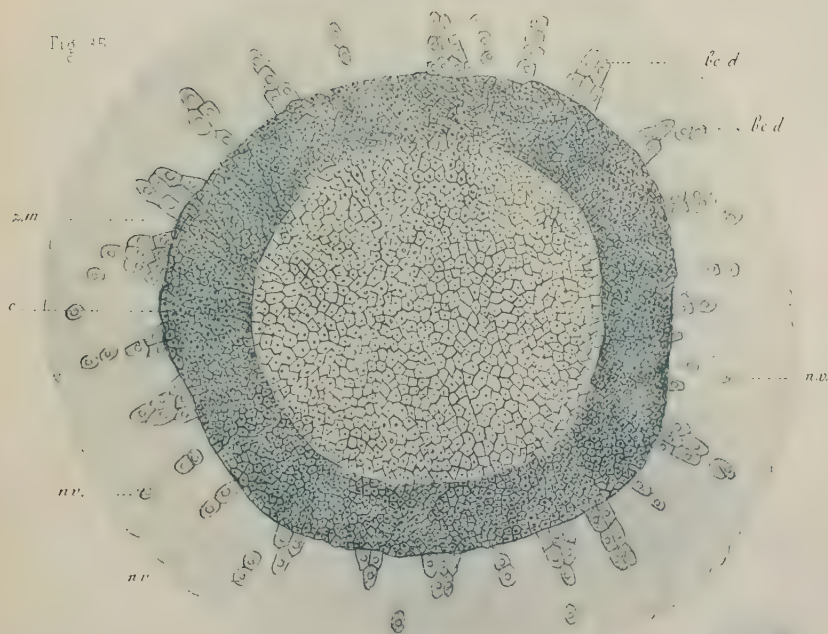


Fig 36



Fig 37





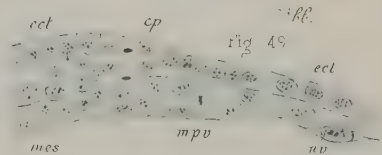
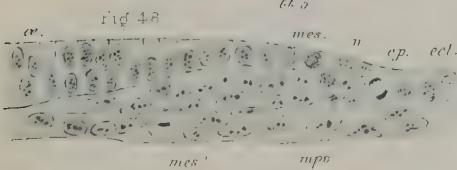
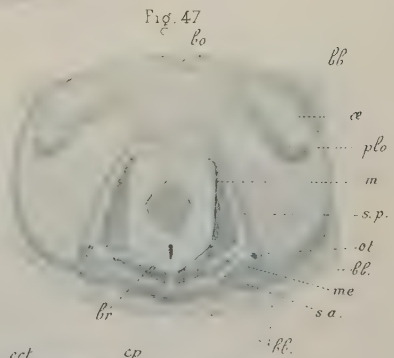
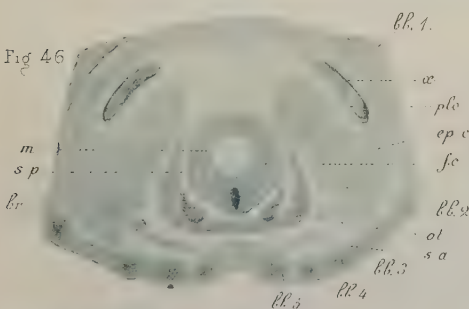
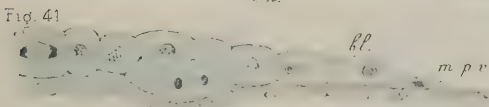
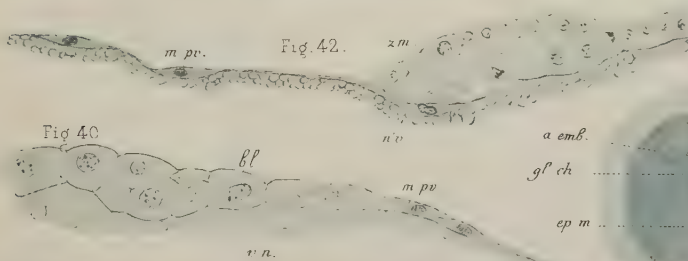
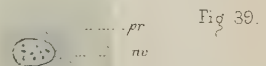
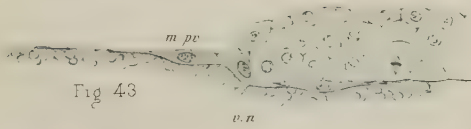
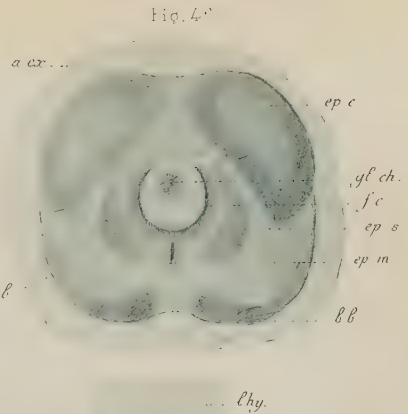
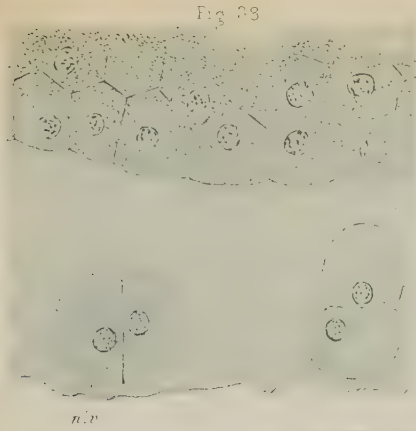




Fig 50.



Fig 51.

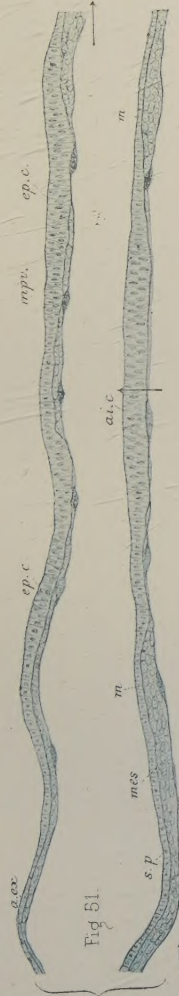


Fig 52.



Fig 53. a



Fig 53. c



Fig 53. b



Fig 54.

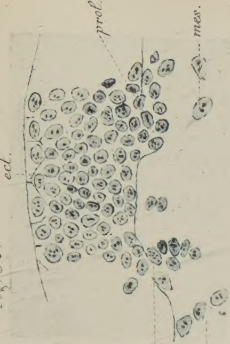


Fig 55.

